QL
430.7
P5D81
1892
MOLL

350

1902 USNM

EX LIBRIS

William Healey Dall

Division of Mollusks
Sectional Library

I DUBOIS

I. DUBOIS

Division of M-H
Sectional Library

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

TOME SECOND

(Fascicule 2e)

QL
430.7
P5D81
1892
MOLL

Offert par l'auteur à la bibliothèque de l'Institut général de Psychophysiologie
R. Dubois

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

TOME DEUXIÈME — 2e FASCICULE

INSTITUT GÉNÉRAL PSYCHOLOGIQUE
14, Rue de Condé
PARIS (VIe)

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE COMPARÉES

DE LA

PHOLADE DACTYLE

STRUCTURE, LOCOMOTION, TACT, OLFACTION

GUSTATION, VISION DERMATOPTIQUE, PHOTOGÉNIE

AVEC UNE THÉORIE GÉNÉRALE DES SENSATIONS

Division of Mollusks
Sectional Library

PAR

le Docteur Raphaël DUBOIS

PROFESSEUR DE PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE ET COMPARÉE A L'UNIVERSITÉ DE LYON

« ἄνευ μὲν γὰρ ἁφῆς οὐδεμίαν ἐνδέχεται ἄλλην αἴσθησιν ἔχειν : l'animal ne peut, sans le toucher, avoir aucun autre sens. »
ARIST. *de anima*, L. XIII, ch. XIII.

« *Ergo non debet poni alter sensus prœter tactum* ». SAINT THOMAS D'AQUIN, *Som. théol.* quest. LXXVIII, art 3.

68 figures dans le texte, 15 planches hors texte

SMITHSONIAN
APR 1 - 1893
LIBRARY

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1892

SMITHSONIAN
APR 6 - 1956
LIBRARY

594
.D81

PRÉFACE

—

Peut-être quelques-uns seront-ils surpris que l'histoire d'un lambeau de mollusque puisse être l'objet d'une étude poursuivie pendant plusieurs années.

On a dit de la grenouille qu'elle est un « animal physiologique », en raison de la multitude d'expériences variées qu'elle permet de pratiquer et de leur caractère particulièrement démonstratif. On peut en dire autant de la Pholade qui, de tous les invertébrés marins, que j'ai observés, est certainement le plus maniable et celui qui répont avec le plus de netteté aus questions que lui adresse l'expérimentateur.

Les réactions par lesquelles la Pholade manifeste sa sensibilité sont aussi nombreuses et aussi variées que les excitations capables de mettre en jeu son irritabilité; mais ce qu'il y a de véritablement merveilleus, c'est que cette huître puisse écrire ses propres sensations, dans un langage dont la clarté et la précision ne laissent rien à désirer, ainsi qu'on s'en assurera facilement par l'examen des nombreus graphiques reproduits dans cet ouvrage.

Par l'étude comparative, à la fois statique et dynamique, du mécanisme biologique de cet organisme relativement inférieur et de ceus qui appartiennent aus animaus supérieurs, on peut se convaincre que les lois physiologiques sont plus simples et plus générales qu'on ne le suppose communément.

Pour recueillir les principaus avantages de cette méthode, on ne doit pas se borner à comparer les êtres terrestres entre eus. Il est de toute nécessité de rechercher ce que deviennent les fonctions et

Nous avons adopté dans cet ouvrage la nouvelle orthographie de la « Revue de Philologie française ».

les mécanismes propres à les satisfaire, dans des milieus aussi différents que possible de celui qui nous entoure, c'est-à-dire chez les êtres marins.

C'est ce que j'ai entrepris, malgré les difficultés qui résultent de notre organisation universitaire provinciale.

D'autre part, on a multiplié à l'excès les laboratoires maritimes d'anatomie, subventionnés par l'Etat, tandis qu'il n'existe à l'heure actuelle qu'un seul laboratoire maritime de physiologie, celui de Tamaris-sur-mer, pour lequel aucun crédit spécial n'a été jusqu'à présent accordé.

C'est dans cet établissement que j'ai fait les expériences les plus simples relatées dans ce mémoire, mais, pour celles qui nécessitaient un matériel très difficilement transportable, j'ai dû faire venir au laboratoire de physiologie générale et comparée de la Faculté des Sciences de Lyon, et à grands frais, l'eau de mer et les animaus qui m'étaient nécessaires.

Grâce à l'extraordinaire vitalité de ces derniers, les résultats obtenus n'en ont pas été moins satisfaisants, mais il est facile de concevoir qu'en procédant de cette manière le champ de l'expérimentation en physiologie comparée devient extrêmement limité. Aussi, au lieu de publier une monographie complète de la Pholade, je n'ai pu étudier jusqu'à présent que l'anatomie et la physiologie du siphon de ce mollusque, objet du présent travail.

En revanche, j'ai eu la satisfaction de donner à cette publication tout le développement que je pouvais désirer, grâce à la fondation récente des *Annales de l'Université de Lyon*, dont l'heureuse initiative appartient à l'Association des amis de l'Université lyonnaise, puissamment secondée d'ailleurs, dans cette œuvre de décentralisation, par M. Liard, directeur de l'Enseignement supérieur, par le Conseil général de nos facultés et par M. Masson de Paris.

Les belles photogravures de nos préparations microscopiques qui accompagnent le texte et qui ont été multipliées à dessein, sont aussi d'origine lyonnaise : elles sont l'œuvre de MM. Lumière fils. L'examen de ces planches nous dispense de faire l'éloge de leurs auteurs, dont le mérite et le dévouement à la science sont d'ailleurs connus de tous.

J'ajouterai que le mode de publication choisi par le comité des Annales nous a paru préférable à tous ceus qui sont employés actuellement en France, d'une part parce qu'il permet de se procurer chaque travail isolément et que, d'autre part, il fait connaître nettement son origine et par conséquent les tendances du centre universitaire d'où il est sorti.

J'ai adopté pour cet ouvrage la *nouvelle orthographie de la Revue de philologie française,* parce qu'elle supprime d'étranges anomalies, n'ayant pas même le mérite de pouvoir être considérées comme des vestiges ancestraus d'une phase ancienne de l'évolution de notre langage national, qu'il n'est pas nécessaire de compliquer à plaisir, surtout en matière scientifique.

INTRODUCTION

La physiologie étudie les phénomènes de la vie, lesquels se distinguent facilement des faits anatomiques parce qu'ils comportent l'idée de temps, de durée. Cette science s'occupe seulement des phénomènes actuels : aussi, l'embryologie, qui suit les phases du développement des animaus et des végétaus vivant actuellement, doit-elle être considérée comme une branche de la physiologie, tandis que la paléontologie, dont les problèmes comportent également l'idée de temps, s'en sépare nettement, puisqu'elle étudie non ce qui vit, mais ce qui a vécu.

La physiologie se divise en un certain nombre de branches, dont la plus importante est la *physiologie générale*, qui traite des phénomènes communs aus animaus et aus végétaus et découvre les grandes lois qui régissent les êtres vivants.

La *physiologie zoologique* a un rôle plus spécial : elle ne s'occupe que des phénomènes biologiques qui s'observent chez les animaus et comprent principalement la *physiologie anthropologique*, avec ses applications à la médecine, et la *physiologie zoologique proprement dite*, avec ses applications plus variées à la vétérinaire, à l'agronomie, à la pisciculture, à la sériciculture, etc., etc.

Les progrès de la physiologie tout entière, et spécialement de la physiologie de l'homme, dépendent en grande partie de ceus qui sont réalisés en physiologie zoologique.

Toutefois, pour que ces progrès puissent se développer, il est indispensable de comparer sans cesse entre eus, les mécanismes employés par l'homme et par les autres animaus pour satisfaire leurs besoins naturels, ou, si l'on veut, pour assurer l'exercice normal des fonctions physiologiques : telle est la mission du savant qui s'occupe de *physiologie comparée*.

Mais si l'étude comparative des fonctions et des mécanismes propres à les satisfaire, considérés dans l'ensemble de la série animale, a une importance pratique très grande, il n'est pas difficile d'imaginer que sa portée philosophique ne saurait être moindre.

Au fur et à mesure que l'on descent l'échelle animale, ces mécanismes se simplifient. On voit les appareils de perfectionnement, si compliqués chez l'homme, devenir de plus en plus rudimentaires, et les procédés employés par les animaus pour répondre aus besoins de leur organisme nous apparaissent alors dans toute leur naïveté.

On conçoit facilement l'immense parti que l'on peut tirer de ces études comparatives pour la recherche de ce qu'il y a de fondamental dans le jeu des organes et des appareils qui entretiennent et perpétuent chez l'homme la vie et la pensée.

La physiologie comparée ne comprent pas seulement la connaissance des rapports qui existent entre les mécanismes fonctionnels employés par les animaus d'espèces différentes, ou *physiologie phylogénique*, elle suit aussi l'évolution de la fonction chez l'embryon, pendant que l'anatomie embryologique détermine la forme des organes aus différents stades de leur développement : elle prépare ainsi la physiologie de l'embryon ou *physiologie ontologique*. Mais la marche du physiologiste et celle de l'anatomiste sont d'ordinaire différentes, parfois même absolument divergentes. L'histoire morphologique et embryogénique du poumon, par exemple, et l'étude du développement de la fonction respiratoire envisagée successivement dans l'œuf, dans l'embryon, dans le fœtus et dans le corps de l'adulte, ne pourraient manifestement pas tenir dans un même cadre. Les divergences qui résultent de ce que l'on ne peut suivre parallèlement le développement de la fonction et celui de l'organe s'accentuent encore davantage quand on étudie la manière dont les divers animaus satisfont la fonction générale de la respiration. La plupart du temps le physiologiste ne peut que constater l'indépendance de la fonction et de l'organe, qui n'avait pas échappé aus dynamistes de l'école d'Aristote, et que Saint-Thomas d'Aquin a pu utiliser pour le développement de ses conceptions théologiques en faisant de l'organe l'esclave de la fonction : « *Non enim potentiæ*

sunt propter organa, sed organa propter potentias. Unde non propter hoc sunt diversæ potentiæ, quia sunt diversa organa; sed ideo natura instituit diversitatem in organis, ut congruerent diversitati potentiarum ». Som. theol. Quœst. LXXVIII, art. 3.

Toutefois, malgré les modifications profondes que peut subir un organe dans le cours de son évolution, il peut arriver que la fonction lui reste fidèlement attachée. C'est ce qui se passe pour l'écran sensible de notre œil, par exemple. La rétine, en effet, n'est qu'un fragment du tégument externe, qui, après avoir été enfoui dans la profondeur du corps de l'embryon, reparaît, plus tard, à la périphérie pour donner l'organe sensoriel. Or, chez la Pholade, qui n'a pas d'yeus, à proprement parler, c'est encore la peau qui est le siège de la vision. On peut, d'ailleurs, chez les invertébrés, suivre pas à pas le développement *in situ* de l'organe visuel aus dépens de l'ectoderme et déjà, pour ce motif, considérer la vision comme une fonction de la peau.

La découverte de la *fonction dermatoptique* chez la Pholade est un fait important, non-seulement parce qu'elle nous fait savoir que certains animaus ne sont pas nécessairement aveugles, quoique dépourvus de ce qu'on peut appeler un organe visuel, mais encore et surtout parce qu'elle nous a conduit à des considérations fondamentales relatives au véritable fonctionnement de la rétine humaine et à une *théorie générale du mécanisme des sensations.* Nous ne pouvons pas dire cependant que cette théorie soit absolument nouvelle : Démocrite l'avait pressentie il y a plus de vingt-trois siècles. Ce philosophe admettait que chaque sens n'est qu'une sorte de toucher. Après avoir condamné cette opinion dans le *traité de la sensation*, Aristote soutient une doctrine semblable à celle de Démocrite dans le *traité de l'Ame* : « καίτοι καὶ τα ἄλλα αἰσθητήρια ἁφῇ αἰσθάνεται, ἀλλά δι' ἑτέρον : Pourtant les autres organes (sensoriels) sentent aussi par le toucher. » Le célèbre commentateur d'Aristote, Saint-Thomas d'Aquin formule la théorie, dont nous parlons, d'une manière plus précise encore : « *Ergo non debet poni alter sensus præter tactum* » (1). Mais, on peut affirmer, étant

(1) Voir 3e Part., chap. VI

donné l'état de la science aus époques où vivaient ces philosophes, qu'elle ne pouvait avoir que la valeur d'une hypothèse ingénieuse ne reposant sur aucun fait scientifiquement établi. Cette hypothèse philosophique ne devait acquérir la valeur d'une vérité scientifique qu'après la découverte des faits relatés dans ce mémoire et qui constituent, suivant nous, une des preuves les plus palpables de la fécondité de la physiologie comparée.

Toutefois, il serait injuste de ne pas reconnaître que les notions physiologiques qui nous ont été fournies par l'observation et par l'expérimentation, aidées du raisonnement, eussent été insuffisantes à nous donner une explication satisfaisante des phénomènes sur lesquels repose notre théorie et des faits qui s'y rattachent plus ou moins directement, si l'anatomie comparée n'était venue en aide à la physiologie comparée.

Ces deus sciences devront toujours se prêter un mutuel appui quand le physiologiste voudra porter ses investigations en dehors des sentiers battus, c'est-à-dire au-delà de l'expérimentation usuelle limitée actuellement à un petit nombre d'animaus domestiques, dont l'anatomie se rapproche beaucoup de celle de l'homme.

Malheureusement, jusqu'à ce jour, la Physiologie a été considérée comme une branche accessoire de la médecine et il résulte de cette fausse conception philosophique de la science la plus générale entre toutes, que la plupart des physiologistes sont plutôt médecins que naturalistes et par cela même, souvent privés des notions indispensables à ceus qui veulent aborder l'étude de la physiologie comparée. Il ne faudrait pas croire toutefois que les notions acquises par les naturalistes proprement dits soient toujours suffisantes pour résoudre un problème de physiologie.

L'anatomiste poursuit un autre but que le physiologiste et celui-ci, dans la plupart des cas, ne trouvera pas dans les ouvrages d'anatomie ce dont il a besoin pour éclairer ses recherches spéciales. Il devra se faire anatomiste, histologiste au besoin, s'il veut se rendre exactement compte des phénomènes qu'il observe, car, en physiologie comparée, on ne saurait séparer l'étude du mouvement, par exemple, de la connaissance approfondie de ce qui se meut.

La conception d'une *physique biologique* est une invention

malheureuse de chercheurs qui, n'ayant pas à leur disposition les méthodes d'investigation que l'on doit employer pour étudier la structure intime des êtres organisés, ont préféré déclarer que la connaissance de l'organisation ne pouvait fournir que des renseignements négligeables.

La physiologie générale elle-même, qui n'est autre chose que la mécanique biologique, peut être aussi considérée comme la physiologie comparée des animaus et des végétaus.

Si cette science s'attache plus particulièrement à l'étude des phénomènes de la matière vivante réduite à son état le plus élémentaire, à l'analyse des propriétés du sarcode ou protoplasme, elle n'en pourra pas moins progresser et se développer qu'à la condition que celui qui la cultive possède les méthodes d'investigation mises en œuvre pour l'étude de l'anatomie générale.

Rien ne nous autorise, d'ailleurs, à assimiler la matière vivante à celle des corps bruts et si, à côté des procédés spéciaus à la physiologie, le naturaliste qui s'occupe plus particulièrement de la dynamique biologique utilise des méthodes ou des appareils imaginés par les physiciens ou par les chimistes, ce n'est pas une raison suffisante pour admettre qu'il existe une physique biologique ou une chimie physiologique.

D'autre part, si l'on veut appeler physique biologique l'ensemble des conditions cosmiques qui constituent le milieu où vivent les animaus et les végétaus, et les rapports qui existent entre les individus et le milieu qu'ils habitent, on montrera seulement que l'on ne connaît pas l'histoire et les origines de la physiologie, ni même l'étymologie du nom qui a été donné à cette science par les anciens.

On ne saurait protester trop énergiquement contre cette tendance fâcheuse qui consiste à enseigner le mépris de la connaissance approfondie de l'organisation statique des êtres lorsqu'il s'agit d'étudier la substance vivante à l'état dynamique.

La Physiologie comparée devra sans cesse s'appuyer sur l'Anatomie comparée, comme la Physiologie générale s'appuiera sur l'Anatomie générale; seulement, et c'est-là un point essentiel, *le physiologiste devra donner à ses recherches anatomiques une*

orientation particulière, distincte de celle que le morphologiste adopte en vue du but philosophique spécial qu'il poursuit.

L'examen attentif des résultats consignés dans ce mémoire sur l'Anatomie et la Physiologie comparées du siphon de la Pholade dactyle fera peut-être mieus qu'une longue dissertation philosophique, saisir de quelle façon nous comprenons l'étude et l'enseignement de la physiologie, dont la place est marquée parmi les sciences pures qui s'appuient à la fois sur l'observation, sur l'expérimentation et sur le raisonnement.

J'ajouterai, enfin, que je ne professe pas, comme certains expérimentateurs empiriques qui appartiennent bien plutôt à l'école de Magendie qu'à celle de Claude Bernard et de Paul Bert, quoi qu'ils en puissent dire, le mépris systématique des idées théoriques ou philosophiques.

Sans doute, il est vrai, comme le répètent à tout propos ces empiriques, qu'un fait nouveau, si petit soit-il, peut ruiner la plus séduisante des théories; mais quel esprit sensé voudrait nier aujourd'hui qu'il est indispensable de grouper les faits connus dans un ordre méthodique, au lieu de les entasser pêle-mêle, sans chercher les liens qui les unissent ou les lacunes artificielles qui les séparent, au risque de jeter la science dans la plus stérile des confusions.

D'ailleurs, l'histoire des autres sciences, de la physique et de la chimie, par exemple, ne nous montre-t-elle pas que les théories ne permettent pas seulement de grouper des faits connus, mais qu'elles présentent encore cet immense avantage de conduire sûrement et rapidement à la découverte de nombreus faits nouveaus.

Pourquoi la Physiologie resterait-elle à l'état empirique alors qu'elle tent de plus en plus à devenir, sous le rapport de la rigueur scientifique, l'égale de ses sœurs aînées, de l'Astronomie, de l'Anatomie, de la Physique, de la Chimie, en un mot des sciences générales que l'on considère comme des sciences exactes?

La véritable sagesse consistera donc, non à repousser le secours de la logique, mais à se servir de la théorie, tant qu'elle ne sera pas en opposition avec les faits, et à la modifier ou la transformer suivant les progrès accomplis dans le domaine de l'observation et de l'expérimentation.

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE COMPARÉES
DE LA PHOLADE DACTYLE

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE

I. — Historique

La Pholade dactyle est un curieus mollusque qui habite les côtes de la Manche, de l'Océan et de la Méditerranée.

Cet animal était connu des anciens, qui s'en servaient pour leur alimentation, mais il est probable qu'ils confondaient sous un même nom tiré du grec φολεα, φολας qui signifie aussi *trou*, *caverne*, divers coquillages marins habitant, comme la Pholade, des trous creusés dans le roc ou dans l'argile.

Il est bien certain toutefois que la Pholade dactyle avait spécialement attiré l'attention des naturalistes de l'antiquité, car Pline (1) parle dans ses œuvres de la merveilleuse propriété qu'elle possède, à l'exclusion des autres espèces du même genre, de dégager de la lumière.

Ce coquillage marin a porté successivement divers noms scientifiques : *Pholas*, *Athenœus ; Concha longa* (Rondelet) ; *Donax* sive *Dactylus mas* (Belon); *Balanus* et *Dactylus* (Bonnani et Lister).

Les pêcheurs de nos côtes désignent également sous des noms différents cette « huître » qu'ils appellent suivant les localités,

(1) Plinius : Lib. IX, *Historia mundi*.

Dail, Daille, Dayon, Datte de mer, à cause de sa vague ressemblance avec un doigt humain, qui lui a également valu le nom spécifique de *Dactylus* (du grec δακτυλος, doigt) que lui aurait donné Linné (1).

Sur les côtes de Sussex, où elle abonde, les Anglais la connaissent sous le nom de *Piddick* et il est probable qu'elle porte encore beaucoup d'autres noms vulgaires.

Parmi les auteurs modernes qui ont écrit sur le *Pholas dactylus*, on doit citer principalement Réaumur et Poli.

Réaumur a communiqué à diverses reprises d'intéressantes notes à l'Académie des sciences sur la façon dont ces coquillages s'enfoncent dans le sol et sur les *merveilles des Dails*, (2) et Poli (3) en a donné une assez bonne description anatomique, à laquelle on n'a d'ailleurs ajouté que fort peu de chose, mais qui renferme quelques erreurs graves.

Nous citerons encore les noms de Monti, de Beccari et de Galeati (4).

Quant aus recherches contemporaines, elles portent pour la plupart, comme celles des auteurs que je viens de citer, sur des points très spéciaus, à propos desquels elles seront rappelées.

Mais, de l'examen de ces quelques documents, il ressort clairement qu'une étude biologique générale de la Pholade, à la fois zoologique, anatomique et surtout physiologique était absolument indiquée.

II. — TAXONOMIE ET ORGANOGRAPHIE

Si l'on se base sur la manière d'être de la coquille des animaus adultes pour la classification des mollusques marins, il ne convient pas de considérer, ainsi qu'on le fait généralement, la familles des

(1) D'après le savant conchyliologiste français Fischer, le *Pholas dactylus* des auteurs contemporains ne serait autre chose que le *Dactylina dactylus* de Linné (j. de Conch. T VIII, p. 242).

(2) Réaumur : C. R. 1712 et 1723.

(3) Poli : *Testacea utriusque Siciliæ eorum historiæ et anatomæ*, 1792-1795,

(4) V. Comm. Benon, vol. II, 1724.

Pholadidæ à laquelle appartient la Pholade dactyle, comme composée de lamellibranches *bivalves*. Les Pholadidæ constituent en réalité une famille à part de mollusques lamellibranches *polyvalves*, ainsi que je l'ai démontré récemment par l'étude histologique de leurs valves accessoires (1). Cette famille doit être placée, comme l'avait autrefois proposé notre savant conchyliologiste lyonnais, M. Locart, après les Chitonidæ, qui termine la série des Gastéropodes et au commencement de la série des Lamellibranches.

Le corps de la Pholade dactyle est incomplètement protégé par deux grandes valves principales, minces, fragiles, garnies de saillies aiguës, dentées, régulièrement disposées.

Ces valves peuvent atteindre sur les plus beaux individus, jusqu'à huit centimètres de longueur. Elles sont baillantes en haut pour donner issue au siphon, et fortement échancrées en bas pour le passage du pied. Cette armure légère et incomplète semble surtout faite pour donner au corps mou de l'animal des points d'appui, principalement par ses crochets puissants, armés de larges cuillerons, et constituer un squelette de soutien plutôt qu'un moyen de défense (*v. Pl. I*).

Cette enveloppe testacée est cependant complétée par cinq valves dorsales accessoires qui présentent, ainsi que je l'ai démontré (*Loc, cit.*), à des degrés divers, les caractères des véritables coquilles.

Les valves principales ne sont pas reliées par des ligaments, mais seulement par les prolongements du manteau et par les muscles.

Le reste du corps, sauf le pied, est protégé par un épiderme assez solide, coriace, mais qui ne suffirait pas à défendre l'animal contre les crabes et autres redoutables ennemis. Il n'échappe à leur poursuite qu'en s'enfermant dans des trous qu'il creuse dans l'argile ou même dans les roches les plus dures (calcaires, gneiss.) par un mécanisme qui sera étudié dans un chapitre spécial.

(1) R. Dubois : *Etude sur la nature des valves ou pièces accessoires chez les pholadidæ et sur l'importance que présente la connaissance de leur texture histologique au point de vue de la classification* : (bull. soc. malac. France, VII, juin, 1890).

Les lobes du manteau, minces et transparents dans une grande partie de leur étendue, s'épaississent au bord inférieur et antérieur et se soudent presque sur toute leur longueur, ne laissant qu'une étroite ouverture ovalaire pour le passage du pied à la partie antérieure.

Ce manteau se continue postérieurement pour former les deus lobes accolés qui, réunis par une enveloppe commune, constituent un tube unique long et flexible, le siphon. Celui-ci est attaché par sa base à la face interne et supérieure des grandes valves par des insertions musculaires disposées en éventail.

Si l'on fend le manteau de manière à détacher les lobes en coupant leurs commissures, on aperçoit, en allant d'avant en arrière, les parties suivantes :

Entre la masse abdominale et l'insertion des lobes du manteau, sous une espèce de capuchon formé par lui, se remarque sur la ligne médiane une ouverture transverse : c'est la bouche.

Elle est pourvue de deus lèvres minces qui se continuent à droite et à gauche en une paire de palpes labiales allongées, lancéolées et soudées dans une partie de leur longueur sur les parties latérales du corps. La masse abdominale est assez grasse, le pied est court, large et tronqué.

De chaque côté de la masse abdominale se trouve une paire de feuillets branchiaux. Immédiatement au-dessous de la masse abdominale, les branchies du côté droit se soudent à celles du côté gauche, dans une portion de leur longueur et se détachent ensuite pour se continuer dans l'intérieur du siphon branchial.

Vers l'extrémité postérieure du corps est un muscle très puissant, transverse, qui sert à rapprocher les valves de la coquille. Outre ce muscle supérieur, il en existe encore un autre à la partie antérieure, dont les fibres très courtes s'insèrent sur quelques points du bord cardinal, en y laissant des impressions.

La cavité buccale aboutit par un œsophage gros et court à un estomac en forme d'ampoule entièrement enveloppé par le foie et dans lequel la bile pénètre par un petit nombre de cryptes biliaires, qui en percent la paroi. C'est de la paroi postérieure de l'estomac et au-dessus de la grande courbure que l'intestin prent naissance.

Cet intestin cylindrique, grêle, forme plusieurs grandes circonvolutions dans l'intérieur du foie. Après ces circonvolutions, l'intestin se dirige vers la ligne médiane et dorsale; il est embrassé par le ventricule, qu'il traverse, passe derrière le muscle abducteur postérieur et se termine presque immédiatement en un anus flottant entre les branchies.

Le foie est assez considérable; il constitue à lui seul presque toute la masse abdominale : l'ovaire lui est accolé, et ce dernier organe ne prent un grand développement qu'au moment de la ponte.

Comme chez tous les mollusques de la même classe, le cœur est parfaitement symétrique : il est placé sur le dos, dans la ligne médiane et il est composé d'un ventricule assez large et de deus oreillettes aplaties, triangulaires, qui s'ouvrent dans les feuillets branchiaus, dont elles semblent la continuation.

Le système nerveus est bien développé (*v. pl. XIV*) : des ganglions cérébroïdes (*G. C*) partent les nerfs palléaus antérieurs (*P. a*), les nerfs des palpes labiales (*L*), les cordons du grand collier (*C*) et ceux du petit collier (*c*). Ces derniers réunissent les ganglions cérébroïdes au ganglion pédieus (*G. P.*), d'où partent les nerfs du pied (*N. P.*) et deus branches nerveuses se rendant à l'intestin (*N. I.*). Des ganglions viscéraus (*G. V.*) situés près de l'anus partent les deus nerfs branchiaus (*N. B.*) et les deus nerfs palléaus postérieurs (*P. p.*). Ces derniers donnent naissance chacun à trois branches dont la distribution est particulièrement intéressante au point de vue de l'étude du fonctionnement du siphon.

Les deus branches les plus rapprochées des ganglions viscéraus (*A*, *B*) se rendent dans l'épaisseur du siphon, tandis que l'extrémité du nerf palléal va se distribuer avec la troisième branche (*C*) dans l'épaisseur de la paroi interne du siphon ventral.

Le point de bifurcation de la troisième branche se trouve situé au-dessous d'un organe triangulaire (*P*) qui n'existe dans le genre Pholas que chez la Pholade dactyle (organe de Poli).

Entre les deus branches internes, à leur origine sur le nerf palléal postérieur, se trouve un amas de cellules nerveuses formant une sorte de ganglion nerveus diffus.

Le système musculaire comprent les muscles abducteurs des valves, les muscles propres du pied et enfin deus muscles particuliers pour le mouvement des diverses parties du manteau.

Les muscles du pied s'insèrent sur les cuillerons, traversent la masse abdominale et contribuent à consolider les divers organes, dont elle est composée. Tout le bord antérieur du manteau et presque toute la masse des siphons est formé de muscles, ainsi que nous allons le voir en étudiant en détail la structure de cet important organe.

Cette rapide description, qui n'est guère plus complète que celles que l'on rencontre dans les meilleurs traités, et en particulier dans celui de Deshaies (1), est seulement destinée à donner une idée générale de la topographie et des rapports des organes : elle serait absolument insuffisante pour se rendre exactement compte des relations des fonctions avec les parties qui en assurent l'exercice. Aussi, avant d'aborder l'étude physiologique du siphon, qui forme l'objet principal de ce premier mémoire, nous attacherons-nous à faire connaître en détail son anatomie et sa structure histologique.

III. — ANATOMIE DU SIPHON

De l'espace libre limité par les bords des valves principales de la coquille s'écartant l'une de l'autre dans leur tiers postérieur, sort un cylindre blanchâtre, membraneus, rétractile et protactile, creusé dans son épaisseur de deus canaus parallèles séparés par une mince cloison : c'est le siphon (*pl. I et pl. IX*). Ces canaus possèdent deus orifices distincts et séparés. Le canal qui correspont à la face dorsale présente une extrémité libre légèrement recourbée en arrière et dépassant la terminaison du second canal de quelques millimètres. Son orifice externe est arrondi et présente un bord tranchant et lisse dépourvu d'appendices.

L'orifice du canal ventral est plus large et son pourtour est garni

(1) Deshaies : *Traité de conchyliologie*, T. II, p. 67 et suiv. 1843-1850.

de petites houppes tentaculaires très pigmentées, ramifiées comme un tronc de corail garni de ses branches.

Ces troncs tentaculaires se continuent par leurs bases sans transition brusque avec la paroi interne du siphon sur laquelle elles forment des saillies longitudinales, généralement aussi très pigmentées.

Le siphon n'est en réalité qu'une expansion du manteau qui, dans son plus grand allongement, peut atteindre jusqu'à 10 ou 15 centimètres de longueur, c'est-à-dire deus à trois fois la longueur des valves principales.

Par son extrémité antérieure, il s'insère latéralement sur la face interne des deus valves, à la réunion du tiers antérieur avec les deus tiers postérieurs, par deus expansions foliacées, membraneuses et musculaires disposées en éventail.

Cette partie du manteau est séparée du siphon proprement dit par un sillon transversal circulaire, situé sur la face externe, et de la lèvre postérieure duquel part un repli cuticulaire, qui va tapisser les deus tiers postérieurs de la face interne des coquilles en formant un étui au siphon (membrane coquillière).

Au-dessus de la lèvre postérieure du sillon transversal, la face externe du siphon est couverte de villosités, qui deviennent d'autant plus fines et plus rapprochées, que l'on s'éloigne davantage de son lieu d'insertion.

Sur la face ventrale, cette surface chagrinée s'avance en pointe vers la partie antérieure ou buccale de la pholade, dans l'interstice qui sépare les deus grandes valves; elle se continue avec le pont membraneus et musculaire qui réunit le bord libre des deus valves principales vers leur partie moyenne et se divise antérieurement en deus bandelettes qui se séparent pour se réunir un peu plus loin, après avoir formé une ouverture ovalaire donnant passage à un pied large, épais et charnu.

Le pont membraneus et l'anneau qui entourent le pied offrent une surface lisse dépourvue de villosités.

Dans la région dorsale, la surface chagrinée se termine par une languette arrondie en avant et dont l'extrémité libre finit à la partie antérieure du métaplaxe.

Sur chaque face latérale, le siphon présente un sillon longitudinal, qui correspont à la cloison séparant les deus canaus accolés comme les canons d'un fusil de chasse.

Si on examine à la loupe la surface externe du siphon macéré dans un liquide conservateur, (1) on constate qu'elle est parsemée dans son tiers postérieur, c'est-à-dire vers l'extrémité libre, d'élevures à bords ondulés, imbriquées comme les tuiles d'un toit, ou mieus, comme les écailles d'une pomme de pin. (*pl. XV, fig. 9*). Dans le tiers moyen, ces reliefs forment des replis saillants, à bords irréguliers tourné vers l'extrémité libre du siphon (*fig. 10*). Plus en avant, vers la base du siphon, ces papilles sont représentées par des éminences mamillaires isolées (*fig. 12*), plus étroites à la base que vers la partie libre. Elles sont plus rares dans la zone moyenne que sur le reste de la surface du siphon.

Dans cette région, on en compte environ une trentaine sur une rangée circulaire complète et l'on peut évaluer en moyenne à seize cents ou deus mille le nombre de ces papilles cutanées sur la surface totale du siphon.

A l'état vivant, toutes ces saillies ont une configuration très analogue. Elles sont isolées, rangées circulairement et comparables à de petites écailles incurvées suivant la circonférence du siphon, à bord libre, aminci et comme trifolié (*fig. 11*). Par leur extrémité libre, elles s'écartent de la surface du siphon au point d'être parfois situées dans un plan presque perpendiculaire à celle-ci. Leur crête brun foncé paraît à la loupe formée de deus lèvres pigmentées fortement, limitant entre elles un sillon plus clair. On serait tenté de les considérer comme des yeus si, d'une part, l'examen histologique ne montrait qu'elles sont constituées par de simples replis cutanés et si, d'autre part, l'analyse physiologique ne prouvaient que certaines parties dépourvues de papilles sont également sensibles à la lumière.

En dehors de ces papilles on ne rencontre aucun point assez

(1) La forme des papilles se conserve mieus dans la liqueur de Müller que dans l'alcool ou dans les solutions de sublimé, qui rétractent fortement les tissus du manteau.

différencié pour être considéré comme un organe spécial et c'est en vain que j'ai cherché à la base des tentacules, autour de l'ouverture du siphon, les yeus dont parlent Will (1) et Vaillant (2).

Canal ventral ou aspirateur. — Il représente une cavité en forme de cône largement évasé vers la base du siphon et séparé de l'autre canal par une cloison très mince, transparente, lisse et régulière dans l'extension complète; la paroi de la cloison présente au contraire des replis transversaus quand le siphon est contracté. Dans un siphon fendu, suivant la ligne médiane de la face ventrale et étalé, cette cloison forme une bande triangulaire très allongée, qui se prolonge jusqu'à la base du siphon. Dans son tiers inférieur, cette cloison donne insertion aus quatre lames branchiales. Sur le reste de son étendue, la paroi interne du canal est lisse, sauf dans les points suivants :

1° Dans son tiers postérieur, elle se pigmente de plus en plus au fur et à mesure que l'on se rapproche davantage de l'orifice externe et se montre en cette région creusée de sillons longitudinaus, séparant des colonnes qui donnent naissance aus troncs tentaculaires, au nombre de douze environ.

Ces sillons et ces colonnes sont croisés par des replis circulaires très fins, parallèles et très rapprochés, légèrement sinueus et paraissant plus pigmentés vers les crêtes.

2° De chaque côté de la cloison, et parallèlement à ses bords, s'étendent deus cordons en relief, qui partent du milieu de la région d'insertion des branchies pour aller se perdre insensiblement dans le tiers postérieur de la paroi du canal. La présence de ces cordons a été signalée pour la première fois par Poli : ils ont été depuis, ainsi que les triangles, dont nous allons parler (*pl. XI, tr.*), étudiés avec plus de soin par Panceri.

3° En dehors de la région où s'insèrent les branchies et un peu

(1) Will : *Ueber die Augen Bivalven un der Ascidien* : *Frorieps neu Notizen* T. XXIX, nos 622 et 623, 1841

(2) Vaillant : *Note sur les organes de la vue chez la Pholade*, mém. soc. biol., 4me sér. 3, 1863, p. 126.

en avant du point où commencent les cordons, on constate, en outre, la présence de deus plaques triangulaires formant, comme les cordons, un relief pariétal et constituées également par une série de replis transversaus, saillants et très rapprochés les uns des autres.

La structure de ces organes sera étudiée plus loin avec plus de détail.

Canal dorsal. — Sa face interne ne montre rien de particulier. Comme le précédent, il est plus pigmenté vers son orifice externe, où il présente également des colonnes charnues et des plis transversaus, mais ici les colonnes charnues ne donnent pas naissance à des troncs tentaculaires.

IV. — STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE LA SURFACE DU SIPHON

Considérée dans ses traits généraus, la structure du siphon de la Pholade dactyle rappèle celle que l'on rencontre dans le siphon des autres lamellibranches siphonés et qui a été étudiée et décrite avec beaucoup de soin par M. Roule, mais à un point de vue purement morphologique (1). Aussi cette étude, pourtant si remarquable, serait-elle absolument insuffisante pour servir de base à une analyse physiologique des fonctions du siphon.

Examinée sur une coupe longitudinale, les tentacules se montrent fondamentalement constitués comme les autres parties de la paroi du siphon, dont elles ne sont que des expansions plus ou moins ramifiées et hérissées, comme le corps même du siphon, de papilles plus ou moins saillantes et pigmentées (*pl. III fig. 2*).

Les papilles, dans toute l'étendue de la surface du siphon, ne sont elles-mêmes que des soulèvements du derme, qui offre la même structure, aussi bien dans les saillies, que dans les inter-

(1) L. Roule : *Recherches histologiques sur les mollusques lamellibranches* Jour. de l'anat. et de la phys (T. 23, p. 30-86, pl. IV à VIII, 1887).

valles qui les séparent. (*v. pl. II, III, IV, V, fig. 1 et pl. VI, VII, et VIII*).

De dehors en dedans, on rencontre : 1° la cuticule ; 2° une rangée ininterrompue de cellules épithéliales pigmentées surtout dans leur partie externe. La partie profonde de ces cellules est constituée par un protoplasme plus clair, facilement colorable et renfermant un gros noyau ovoïde (*v. pl. XV fi. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8*).

Quand on les examine, non sur les coupes, mais après dissociation par l'alcool au tiers additionné d'acide azotique, ou après macération prolongée dans la liqueur de Müller, ces éléments semblent se terminer par une mince membrane hyaline affectant la forme d'un calice plissé ou mieus d'un parapluie retourné, (*fig. 2, 3, 7*) d'autres fois par des prolongements en forme de racine (*fig. 1, 4, 5*). Mais il est bien évident que tel n'est pas leur véritable mode de terminaison.

Ces éléments pigmentés représentent dans la peau de la Pholade les diverses variétés de cellules pigmentaires qui ont été décrites et figurées par Fraisse (1), par B. Scharp (2) et par Patten (3) dans les organes oculaires de certains mollusques (4). Leur mode appa-

(1) P. Fraisse : *Ueber Mollusken Augen mit embryonalem Typus :* Zeit. f. w. Zool.; 35 B. 1881.

(2) B. Scharp : *On the visual organs in Lamellibranchiata* : in Mitth. Z. stat. Neapel, 5 B. 1883.

(3) W. Patten : *Eyes of Molluscs and Anthropods*. Mitth Zool. stat. Z. Neapel T. VI, 1886.

(4) Remarque. — *Il importe de faire observer immédiatement que Patten a décrit et figuré sous le nom de cellules myo-épithéliales* (fig. 153, pl. 32, a) *les mêmes éléments que Fraisse et Scharp avaient considérés comme des cellules visuelles. Selon Patten, ces cellules myo-epithéliales se termineraient par des fibres radiées qui, en s'unissant, formeraient une basale : ce même auteur aurait vu pénétrer entre ces cellules des fibrilles nerveuses présentant de petits renflements ganglionnaires. L'extrémité de ces fibrilles viendrait s'accoler à la cellule myo-épithéliale. Fraisse et Scharp n'ont pu constater la présence de fibrilles nerveuses dans les yeus qu'ils ont étudiés. De mon côté, je n'ai rencontré qu'une seule fois dans la peau de la Pholade une disposition rappelant celle qui a été décrite par Patten* (v. pl. XV, fig. 5, 6), *mais j'ai tout lieu de croire, sans vouloir cependant l'affirmer, qu'il s'agit de l'extrémité d'une fibrille conjonctive appartenant aus faisceaus du squelette, qui vont se perdre dans les couches superficielles du siphon et non d'une fibrille nerveuse. D'ailleurs la manière dont se termine exactement le système nerveus dans la couche que nous considérons comme exclusivement myo-épithéliale chez la Pholade, n'a pour nous qu'une importance secondaire.*

rent de terminaison profonde est le résultat de dilacérations produites pendant la dissociation, et l'examen des coupes (*v. Pl. II, III, IV, V, VI, VII, VIII*), montre bien qu'elles ne se confondent pas ensemble chez la Pholade, comme cela a été admis par M. Roule (*loc. cit.*, p. 10) pour le siphon de la Vénus, dans lequel ces prolongements se réuniraient pour former une *basale* séparant les éléments épithéliaus des fibres musculaires sous-jacentes.

Par leur terminaison profonde, ces éléments épithéliaus se continuent directement avec des fibres musculaires lisses diversement orientées, suivant les replis du derme, mais concourant principalement à la formation d'une couche contractile longitudinale et d'une couche circulaire située plus profondément.

La part importante que la substance contractile prent à la formation des papilles n'avait pas échappé à Poli, qui leur avait donné le nom de *vésicules musculaires* bien qu'il n'eût à sa dispotion aucun instrument capable de le renseigner sur leur structure histologique.

Nous ne saurions mieus comparer encore les éléments dont nous avons parlé plus haut, qu'à ceus qui ont été récemment décrits par F. Bernard (1), et qui occupent la presque totalité de la rétine de la valvata; M. Bernard les compare aus « rétinulæ » de Patten.

Au-dessous de ces cellules, la peau du siphon ne présente pas de basale et leurs prolongements se continuent intérieurement avec des fibrilles musculaires sous-jacentes, ainsi que je l'ai déjà dit et que le montrent avec la plus grande netteté les microphotogravures des planches II, III, IV, V, VI, VII, VIII.

En ce qui concerne leurs relations avec les nerfs, on peut dire de ces cellules ce que M. Bernard dit des rétinulæ de l'œil de la Valvata : « Rien n'autorise à penser que les filaments nerveus du réseau périphérique soient en relation avec ces prolongements. »

Nos éléments pigmentaires dermatiques de la Pholade présentent

(1) F. Bernard : *Recherches sur la valvata piscinalis*; bull. sc. de la France et de la Belgique. Paris, 1890 (v. pl. XVII, fig. 3).

comme les rétinulæ trois parties distinctes : le segment externe tourné du côté de la cuticule qui correspondrait aux bâtonnets des rétinulæ de Patten et de Bernard ; le segment pigmenté occupant la partie moyenne et le segment profond renfermant un protoplasma clair entourant le noyau.

J'ai rencontré également, çà et là, sur mes coupes des cellules affectant la forme que Patten a décrite sous le nom de « rétinophoræ » ou de « cellules incolores » et que M. Bernard a figurées également (*loc. cit.*, *fig. 4*, *pl. XVII*). J'ai pu également en isoler quelques-unes par la dissociation. On peut se demander, avec ce dernier auteur, s'il y a une distinction fondamentale entre les cellules pigmentées rétinulæ et ces cellules dites incolores ou rétinophoræ : « Patten ne le croit pas, dit M. Bernard, et cite des « exemples de rétinophoræ, où le prolongement grêle est pénétré « de pigment. J'ai vu moi-même souvent des traînées étroites de « pigment faire suite à un corps fusiforme : mais rien ne prouve « que ce pigment ne provienne pas des cellules voisines. »

Ce qui semble plus important, au point de vue des rapprochements que nous serons forcés de faire plus tard entre la peau de la Pholade et une rétine, c'est la présence de cellules qui sembleraient *rétinophoræ* par la base et *rétinulæ* par le sommet ; le prolongement basilaire est unique et variqueux, le corps cellulaire renflé ; un col grêle aboutit à une portion pigmentée, qui s'élargit, sans cependant devenir aussi large que les parties voisines. Ayant observé plusieurs fois cette *forme de passage*, je crois pouvoir me ranger sans hésitation du côté des zoologistes qui admettent que *les deus éléments peuvent dériver l'un de l'autre par voie de transformation dans les types inférieurs.*

J'ai très nettement vu les prolongements rétrécis de ce que l'on peut regarder comme les éléments correspondants des rétinophoræ présenter des granulations pigmentaires et je les considère comme les variétés d'un seul et même élément.

Pour ce qui est du second noyau son existence ma paraît douteuse: en effet, j'ai souvent rencontré dans les éléments pigmentés dermatiques rétinulæ ou rétinophoræ, à côté du noyau véritable, une ou plusieurs grosses granulations ayant l'aspect de gouttelettes

et ressemblant beaucoup plus aus globules de lutéine que l'on trouve dans les cônes et les bâtonnets de certaines espèces de vétébrés (reptiles, oiseaux), qu'à des noyaus.

Quant au mode de terminaison des éléments en question, il est de même nature que celui des rétinulæ, qui ne forment pas de basale.

J'ajouterai enfin que pour la peau de la Pholade je n'ai pas été plus heureus que M. Bernard pour la rétine de la valvata » je n'ai pas réussi à observer le riche réseau nerveus décrit par Patten le long de ces cellules. » (*v. la remarque de la page 11*).

Dans aucun cas, je n'ai pu distinguer de différences fondamentales entre les cellules pigmentaires des papilles et celles qui occupent les sillons. Toutefois les segments épithéliaus qui sont situés vers la crète de la papille sont souvent plus allongés et plus fortement pigmentés. On voit très nettement, comme je l'ai déjà fait remarquer sur les coupes faites parallèlement à leur grand axe, que leurs extrémités, se mettent en rapport avec les terminaisons des fibres sous-jacentes (*fig. I pl. III et pl. VII.*), quelquefois renflées en fuseau, qui marchent les unes directement vers la profondeur de la paroi, les autres suivent une direction circulaire ou longitudinale. Plus profondément, ces fibres musculaires vont se mettre en rapport avec la couche neuro-conjonctive dont on trouvera plus loin la description.

La *paroi interne* des siphons présente la même structure fondamentale, sauf cependant qu'elle est revêtue de cils vibratiles.

Au niveau des cordons et des triangles de Poli, dont j'ai parlé plus haut, cette structure est très amplifiée et il devient alors beaucoup plus facile de reconnaître les rapports existant entre ce que j'appelle le *segment épithélial*, le *segment contractile* et le *segment neural*. On voit très nettement la continuité de ces trois segments dans les coupes transversales et longitudinales des cordons lumineus (*pl. XI et pl. XII, fig. 1 et 2 et pl. XV, fig. 15 à 24*). Quant à la nature contractile du segment moyen, elle est mise hors de doute par l'analyse physiologique.

V — STRUCTURE HISTOLOGIQUE DES COUCHES PROFONDES DU SIPHON

Entre la paroi interne des canaus et la paroi externe du siphon, on rencontre des couches musculaires plus ou moins puissantes. Les unes sont formées de fibres longitudinales et les autres de fibres circulaires. *(pl. II, fig. 1. c, d, e, f, f', e', d')*. Les fibres circulaires (*d, d' pl. II, fig. 1*), sont, en général, plus fines et se colorent en jaune rougeâtre par le picro-carmin, tandis que les fibres longitudinales prennent une teinte plus franchement rouge.

Les faisceaux musculaires des différentes couches sont soutenus par un squelette conjonctif.

On ne peut se faire une idée exacte de la structure interne, très compliquée du siphon, qu'en examinant attentivement la coupe transversale reproduite par la microphotogravure dans la planche II de ce mémoire (*fig. 1, 2 et 3*).

En allant d'une paroi à l'autre, on peut compter jusqu'à seize couches successives dans l'épaisseur de l'un ou de l'autre canal.

De dehors en dedans on trouve en effet :

1° La cuticule externe :

2° La couche myo-épithéliale (*a fig. 1, 2 et 3, pl. II*) ;

3° La couche neuro-conjonctive (*b. ibid*) ;

4° Une mince couche superficielle des muscles longitudinaus (*c. ibid*) ;

5° La zone des fibres circulaires (*d*) ;

6° Une couche de faisceaus musculaires, longitudinaus, épars dans les travées conjonctives radiées résultant de l'épanouissement des cloisons aponévrotiques des muscles centraus (*e*) ;

7° La zone d'épanouissement des travées conjonctives radiées ;

8° La zone externe des grands muscles longitudinaus centraus (*f*) ;

9° Une zone de travées conjonctives séparant la zone f de la suivante ;

10° La zone interne des grands muscles longitudinaux centraux (*f*);

11° Une couche profonde de petits faisceaux musculaires épars dans des travées conjonctives comme en *6* (*e'*);

12° Une couche interne de fibres musculaires correspondant à la couche *5* (*d'*) ;

13° Une mince couche de muscles longitudinaux profonds comme en *4* (*c'*) ;

14° La couche neuro-conjonctive interne (*b'*);

15° La couche myo-épithéliale interne (*a'*) ;

16° La couche cuticulaire interne à cils vibratiles.

La paroi du siphon est donc en réalité formée par l'accolement de deux membranes composées de couches symétriquement disposées les unes par rapport aux autres, et dont la juxtaposition se fait entre les deux couches interne et externe (*f* et *f'*) des grands muscles longitudinaux.

En d'autres termes, les couches et zones 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, représentent respectivement à l'extérieur les couches 16, 15, 14, 13, 12, 11 et 10 qui appartiennent à la paroi interne.

VI. — CONSTITUTION, DISTRIBUTION ET RAPPORTS DES DIVERSES COUCHES DES PAROIS DU SIPHON

Couche cuticulaire externe. — Cette couche s'étend uniformément sur toutes les saillies du derme et tapisse les sillons qui les séparent. On ne distingue à sa surface aucun appendice piliforme ou autre, aucun orifice. Examinée au microscope, la cuticule se montre composée de trois zones anhistes distinctes : une zone moyenne comprise entre deux autres : l'une externe et l'autre interne plus réfringente et plus mince que la zone moyenne, qui est la plus épaisse des trois.

Couche cuticulaire interne. — Elle tapisse la paroi interne des canaux du siphon : on n'y distingue aucune ouverture. Elle est

recouverte de cils vibratiles plus fins que ceus des branchies et très caducs.

Couche myo-épithéliale externe. — La couche myo-épithéliale externe est constituée en partie par les éléments épithéliaus dont la structure a été étudiée antérieurement: ces éléments épithéliaus se continuent avec des fibres contractiles superficielles dont les unes affectent une direction longitudinale et suivent toutes les inflexions du derme au niveau des papilles, tandis que les autres forment un plan de fibres circulaires.

Couche myo-épithéliale interne. — La disposition des segments contractiles et des segments épithéliaus est la même que dans la couche externe. Mais, les segments épithéliaus sont couronnés de cils vibratiles et prennent en certains points, particulièrement sur les cordons et sur les plaques de Poli, les caractères de cellules caliciformes de sécrétions (*pl. XV fig. 14, 15, 16, 17, 23, 24*). Ainsi que nous l'avons déjà indiqué, la continuité entre les segments épithéliaus, les segments contractiles et les éléments de la couche neuro-conjonctive est surtout apparente au niveau de ces organes de Poli (*pl. XI et pl. XII, fig. 1 et fig. 2*). Nous reviendrons sur ce point encore une fois à propos de la description des cordons et des plaques triangulaires.

Couches neuro-conjonctive externe et interne. — Ces deus couches sont respectivement sous-jacentes aus couches myo-épithéliales interne et externe. Elles sont composées de cellules et de travées conjonctives limitant des lacunes. Dans les parties les plus superficielles de cette zone surtout, on rencontre également des cellules bipolaires et multipolaires, donnant naissance à des prolongements très-fins, qui les mettent en communication les unes avec les autres et, très certainement aussi, avec les segments contractiles de la zone myo-épithéliale, comme l'indiquent les résultats fournis par l'analyse physiologique. Les filaments qui relient ces cellules présentent parfois une série de petits renflements, de varicosités. Je considère les tractus formés par les cellules et les filaments

comme un plexus nerveux, sorte de ganglion diffus, servant à mettre les éléments myo-épithéliaus en communication avec le système nerveux central.

Entre les éléments conjonctifs proprement dits et les cellules ganglionnaires nerveuses, se trouvent en assez grande abondance des cellules de volume variable, libres, le plus souvent arrondies.

Elles sont parfois très granuleuses, mais lorsque les granulations ne sont pas trop nombreuses, on peut distinguer facilement le noyau, qui est volumineux. Ces éléments se colorent fortement par le réactif d'Erlich et résistent énergiquement à la décoloration par l'acide azotique au tiers. Cette réaction permet de les reconnaître, alors même qu'elles ont perdu leur forme arrondie et qu'elles sont sorties de la couche neuro-conjonctive. Elles peuvent en effet se glisser et chevaucher entre les éléments de la couche myo-épithéliale en s'allongeant parfois considérablement (*pl. XIII*).
Ce sont des éléments migrateurs, amœboïdes, peut-être même de véritables phagocytes. Je les considère comme les représentants chez la Pholade de ceus que M. Roule a signalés dans les lacunes du siphon de la Vénus et auxquels il assigne une origine endothéliale.

La couche neuro-conjonctive interne ne présente rien de bien spécial, si ce n'est au niveau des cordons et des plaques de Poli, qui méritent une description particulière. Nous dirons seulement qu'en ces points son épaisseur et l'importance des éléments nerveux qui entrent dans sa constitution prennent une grande extension. (*pl. XI et pl. XII, fig. 1 et 2.*)

Des couches fibro-musculaires. — Entre les deus zones neuro-conjonctives, le siphon est constitué dans toute son épaisseur par des couches musculaires, dont il est important de connaître la disposition pour s'expliquer les mouvements de l'organe complexe que nous étudions.

Les couches 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 qui sont représentées dans la figure I de la planche II, par la cuticule et les couches *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, avec leurs zones intermédiaires, forment l'enveloppe commune du siphon, tandis que les parois propres des canaus sont constituées par les couches 12, 13, 14, 15 et 16.

Au niveau de la cloison, la zone fibro-musculaire interne *d'*, fournit, de chaque côté, deus lames qui se réunissent et s'accolent sur la ligne médiane de la cloison. Elles circonscrivent sur les côtés de la cloison deus groupes de faisceaus musculaires longitudinaus, comprenant chacun un faisceau antérieur et un autre postérieur.

En arrière de ces deus groupes musculaires, on rencontre un gros faisceau musculaire faisant saillie dans la cavité du canal dorsal *(E. fig. I., pl. II)*.

Les couches 11, 12, 13, 14, 15 et 16 *(a', b', c', d', fig. 1, pl. II)*, concourent seules à la formation des parois propres des canaus et les couches 14, 15 et 16 entrent exclusivement dans la composition des triangles et des cordons de Poli *(L. fig. 1, pl. II)*.

Squelette fibreus du siphon. — Des travées de fibres conjonctives se rendent directement de la face profonde de la couche fibro-contractile externe à la couche fibro-contractile interne. Elles forment des plans longitudinaus radiés, des cloisons pour ainsi dire aponévrotiques séparant les uns des autres les grands faisceaus musculaires des couches 8 et 10. D'autres fibres conjonctives, mais affectant une direction circulaire, séparent les grands muscles longitudinaus de la zone externe *(f)* des faisceaus de la zone interne *(f')*. Les muscles de ces faisceaus sont eus-mêmes divisés en faisceaus secondaires par des cloisons moins importantes *(fig. 2* et *fig. 3, pl. II)*.

Un certain nombre de fibres ayant concouru à la formation des cloisons radiées traversent la couche fibro-contractile externe *(d. fig. 2 et fig. 3, pl. II)*. Le trajet qu'elles suivent sur les coupes est indiqué par des espaces plus clairs.

En sortant de cette zone, elles se divisent en pinceaus fibrillaires, qui limitent les lacunes et servent de soutien aus éléments de la couche neuro-conjonctive.

Dans cette même couche, la plupart de ces fibres se terminent dans des cellules conjonctives qui, à leur tour, envoient de fins prolongements dans divers sens et en particulier dans les interstices des éléments de la couche myo-épithéliale.

Ces prolongements, lorsqu'on ne connaît pas leur origine, peuvent être facilement pris pour des fibrilles nerveuses.

Elles offrent le même aspect et la même disposition que les filaments que Patten (*loc. cit.*) considère comme des terminaisons nerveuses inter ou intra-épithéliales.

De la face profonde de la couche myo-épithéliale externe partent d'autres fibrilles conjonctives, qui convergent les unes vers les autres par petits groupes en pinceau (*fig. 1, pl. IV*).

Ces fibrilles forment, en se réunissant, des fibres plus volumineuses qui se dirigent directement vers les couches profondes. Elles traversent les cloisons radiées aponévrotiques des grands muscles longitudinaus pour aller se terminer dans la couche neuro-conjonctive interne de la même manière que celles dont il a été question plus haut.

Le long de ces fibres, on rencontre çà et là des noyaus allongés très minces, et la considération de l'origine et du trajet suivi par ces fibres, ainsi que la façon dont elles se comportent vis-à-vis des réactifs colorants, ne permettent pas de les confondre avec des fibrilles nerveuses.

En résumé, on voit que les deus lames complexes qui, par leur accolement forment la paroi totale du siphon, sont reliées entre elles et maintenues dans leur accolement par des travées conjonctives : celles-ci partent de chacune des deus couches myo-épithéliales pour se rendre à la couche myo-épithéliale opposée, en formant sur leur trajet des cloisons aponévrotiques pour les muscles, ainsi que le squelette fibreus limitant les lacunes et servant de soutien aus éléments de la couche neuro-conjonctive.

Les éléments conjonctifs (cellules et fibres) semblent avoir la même origine que les fibres contractiles, qui constituent les couches fibro-contractiles interne et externe, car un certain nombre de fibres conjonctives proprement dites vont se perdre dans ces couches et semblent se continuer, en se modifiant, avec les éléments qui les forment. Disons tout de suite que l'examen physiologique ne permet pas de nier, ainsi que nous le verrons plus tard, la contractilité des fibres appartenant aus couches que

j'ai appelées pour cette raison *fibro-contractiles* circulaires interne et externe.

Les caractères de ces fibres, ainsi que les relations qui existent entre le lieu d'apparition des éléments migrateurs et la situation des cellules conjonctives, nous permettent de considérer comme exacte l'opinion de M. Roule, en ce qui concerne l'origine de la travée conjonctivo-musculaire du siphon de la Vénus (*loc. cit.*, *p. 45*) (1).

Toutefois, je ne crois pas que tous les éléments contractiles du siphon de la pholade aient la même origine et l'on peut affirmer qu'il existe dans le siphon deus espèces bien distinctes morphologiquement et physiologiquement d'éléments contractiles : 1° des fibres fines, à contractions lentes, d'origine conjonctivale ou mésenchymale; 2° des fibres à contractions rapides, plus volumineuses, ne se colorant pas de la même manière que les précédentes avec les mêmes réactifs.

Les premières forment particulièrement les feuillets circulaires que j'ai désignés sous le nom de couches fibro-contractiles et aussi les éléments de la couche myo-épithéliale, qui viennent se mettre en rapport par leurs extrémités périphériques avec la terminaison des segments épithéliaus d'une manière assez intime pour qu'ils semblent se continuer avec eus. Les secondes, au contraire, forment les grands muscles longitudinaus et les divers faisceaus plus petits qui suivent la même direction longitudinale.

Il y aurait donc, dans le siphon de la Pholade deus sortes de muscles représentant au point de vue physiologique, tout au moins, les muscles rouges et les muscles blancs que l'on rencontre chez les vertébrés.

(1) « *En somme, dit M. Roule, la travée conjonctivo-musculaire du siphon de la Vénus montre les caractères du mésenchyme typique : parmi les cellules mésoblastiques d'abord toutes semblables, les unes conservent chez l'adulte le caractère d'éléments conjonctifs susceptibles de migration et de déplacement à travers la substance fondamentale qu'elles produisent, les autres deviennent des fibres musculaires lisses en formant la substance contractile* ».

VI. — DES TRIANGLES ET DES CORDONS DE POLI

Ces organes ont été décrits pour la première fois par Poli (1), puis étudiés avec plus de soin par Panceri (2), qui a reconnu la nature glandulaire de l'épithélium qui les recouvre.

Toutefois, les recherches de ces auteurs ne peuvent donner de leur structure une idée suffisante pour qu'il soit possible de se rendre compte de leur fonctionnement physiologique. Les cordons sont situés dans le canal ventral, sur la cloison, (*Co, pl. IX et Co Pl. X.*) de chaque côté de la ligne médiane. Ils s'étendent depuis l'extrémité du canal jusque vers la base du siphon. Un peu en dehors et en avant se montrent les deus triangles (*pl. IX, tr*).

Ces cordons et ces plaques triangulaires forment un relief de un à deus millimètres sur le reste de la paroi, dont ils se détachent, en outre, par leur couleur blanc jaunâtre notablement différente de la teinte gris bleuâtre du fond.

Leur surface est marquée de sillons transversaus formés par le froncement des couches qui les composent.

Pour bien comprendre la structure de ces organes, il est indispensable de connaître celle des couches myo-épithéliales et neuro-conjonctives que nous avons décrites plus haut.

Ces cordons, ainsi que les triangles, ne sont en réalité que le résultat d'un accroissement considérable de la couche neuro-conjonctive (*L fig. 1 et fig. 3, pl. II*; *Co. pl. X*; *n, n. pl. XI*; *ec. fc, n. fig. 1 et id. fig 2, pl. XII.*) accompagné d'une modification morphologique et physiologique des segments épithéliaus de la couche myo-épithéliale.

Ceus-ci ne sont plus ici, comme dans la paroi externe, représentés par des segments recouverts d'une épaisse cuticule et chargés de matière pigmentaire; il sont transformés au niveau des cordons et des plaques en cellules caliciformes (*fig. 14, 15, 16, 17, 23,*

(1) loc. cit. p. 2.

(2) Panceri : *Organe lumineux et lumière des Pholades* : ann. d. sc. nat. 5me ser. zool.

24, pl. XV.) munies de cils vibratiles très caducs. Ces cellules s'unissent par leur rebord pour former une paroi externe mamelonnée, comme capitonnée (*fig 1, pl. XII et fig 23 et 24, pl. XV*).

A l'état frais, ces cellules sont remplies d'un contenu blanchâtre, formé de fines granulations, qui est rejeté au dehors dès qu'on excite l'organe ou les nerfs qui s'y rendent.

Dans les coupes qui ont nécessité l'emploi de réactifs fixateurs exerçant une action fortement irritante, ces cellules se montrent vides de leur contenu, rétractées et leurs parois sont accolées. Il se forme entre elles de vastes lacunes qui donnent à la coupe un aspect particulier (*f. c. pl. XI et pl. XII*).

Vers leur partie profonde, ces segments épithéliaus présentent un noyau assez volumineus et se continuent par un prolongement plus ou moins renflé qui représente le segment contractile (*f. c. pl. XI et pl. XII*). Celui-ci, à son tour, se poursuit sans ligne de démarcation visible, avec des tractus (*tr. n. fig. 1, pl. XII*) venus du tissu neuro-conjonctif (*n. n, n. fig. 1, pl. XII*) formant la masse principale des cordons et des plaques.

C'est principalement au niveau de ces organes que se montre manifestement la continuité des segments épithéliaus, contractiles et neuraus, dont la constatation est si importante pour l'explication des faits physiologiques qui nous sont fournis par l'expérimentation.

Dans la masse neuro-conjonctive, et surtout à sa base, on rencontre, en grand nombre, des éléments granuleus plus ou moins irréguliers et qui présentent la plus grande analogie avec des éléments de même nature que l'on trouve dans le mucus dont s'imprègnent les cordons et les plaques, quand on les excite.

Ce sont des éléments migrateurs ausquels j'attache une grande importance au point de vue du rôle des plaques et des cordons dans la production de la lumière (*v. Photogénie.*). A côté des éléments caliciformes sécréteurs, on rencontre aussi, en les isolant par la dissociation, des éléments qui se terminent par un segment épithélial en cône ou en bâtonnet (*fig. 18, 19, 20, 21, 22, pl. XV*) ; je les considère comme des éléments purement sensoriels.

VIII. — NERFS ET VAISSEAUX DU SIPHON

Les couches neuro-conjonctives interne et externe, surtout au niveau des cordons et des plaques, constituent donc comme une sorte de ganglion nerveus diffus, étendu au-dessous de la couche myo-épithéliale et présentant, soit dit en passant, une certaine analogie avec les couches cellulaires nerveuses de la rétine situées au-dessous de la couche des cellules pigmentaires et de celle des cônes et des bâtonnets.

Le siphon reçoit, en outre, des nerfs qui mettent les grands muscles moteurs du siphon et la couche neuro-conjonctive en communication avec les ganglions viscéraus.

De ces ganglions, ainsi que nous l'avons déjà indiqué (*v. p. 5*), se détachent de chaque côté trois troncs principaus : le cordon du grand collier, qui se dirige en avant et dont nous n'avons pas à nous occuper ici ; en arrière, le nerf branchial et le nerf palléal postérieur.

Ce dernier est le véritable nerf du siphon ; il fournit trois branches principales ; la plus rapprochée de son origine est un nerf qui chemine sous le cordon de Poli (*a*, *pl. XIII*), tandis que la seconde branche (*b*) se rent dans les muscles longitudinaus. Le nerf palléal, après avoir donné naissance à ces deus branches, se dirige vers le triangle de Poli, passe au-dessous de cet organe et se divise encore pour fournir des filets très-fins aux parois externes du siphon.

Le ganglion viscéral, d'où partent les nerfs qui innervent le siphon, est très-facile à découvrir en écartant les branchies par la face ventrale, ce qui constitue une condition très-avantageuse au point de vue expérimental.

Vaisseaus. — Le système circulatoire de la Pholade ne diffère pas sensiblement de celui des autres lamellibranches (*v. p. 5*).

Le ventricule est allongé et tourné du côté du siphon. Il donne naissance à une courte aorte (aorte postérieure) qui se bifurque presque immédiatement en deus autres vaisseaus volumineus

lesquels se dirigent directement en arrière en suivant le trajet des cordons de Poli, au-dessous desquels ils cheminent jusqu'à l'extrémité libre du siphon. Ces vaisseaus représentent les artères palléales postérieures. Peu après leur naissance, elles donnent chacune une branche qui se dirige obliquement en arrière pour aller passer sous les triangles de Poli, en suivant à peu près le même trajet que le nerf qui se rent dans cette région. Cette branche se prolonge au-delà de l'organe, qu'elle irrigue sur son passage, pour aller s'anastomoser avec l'extrémité de la branche correspondante de l'autre côté.

Dans l'épaisseur de la cloison qui sépare les deus canaus, et dans toute son étendue, existe un réseau capillaire qui fait communiquer entre elles les deus branches principales des artères palléales postérieures. A leur extrémité postérieure, celles-ci se divisent en un grand nombre de petits capillaires, qui se distribuent aus tentacules de l'orifice du canal ventral. Le sang veineus circule dans un fin réseau qui se jète dans un vaste sinus lacuneus occupant la gouttière du siphon dorsal opposé à la cloison.

C'est à dessein que j'ai insisté, et quelquefois à plusieurs reprises, sur des points anatomiques qui pouvaient paraître tout d'abord ne présenter qu'un intérêt secondaire. On verra, par la suite, que ce sont précisément ces détails, qu'un anatomiste aurait pu parfois négliger, qui permettront, avec l'analyse physiologique proprement dite, de se rendre exactement compte du mécanisme intime du siphon de la Pholade.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE ZOOLOGIQUE

I. — DES MOUVEMENTS DU SIPHON. — IRRITABILITÉ ET CONTRACTILITÉ DE CET ORGANE

Le siphon représente le principal organe de mouvement chez la Pholade. Le pied, court et épais, est loin d'avoir la mobilité que l'on rencontre chez d'autres mollusques et, en dehors des mouvements exécutés par les valves, il n'y a guère à considérer que ceus du siphon. Ils ne peuvent être observés que sur l'animal extrait du trou qu'il occupe à l'état naturel. Dans ces conditions, on constate que le siphon peut exécuter plusieurs mouvements spontanés.

Allongement du siphon. — Le siphon peut s'allonger de façon à acquérir trois ou quatre fois la longueur des valves principales.

Cet allongement peut coïncider avec un état de flaccidité presque complet; il résulte alors du relâchement général des muscles : c'est l'*allongement passif*.

Dans d'autres cas, le siphon étant dur et demi contracté, on pourra provoquer un véritable *allongement actif*.

Celui-ci est généralement assez limité. On détermine facilement ce mouvement en touchant la surface du siphon avec un pinceau ou une baguette de verre imprégnés d'une solution d'acide acétique. Le mécanisme qui produit cet allongement est de tous points comparable à celui du thélotisme du mamelon chez la femme. J'ai

démontré (1) que ce dernier phénomène avait à tort été considéré comme étant de nature réflexe, alors qu'il est dû en réalité à une excitation directe des fibres lisses longitudinales et circulaires qui entrent dans la constitution du mamelon. Chez la Pholade, cet allongement actif du siphon s'effectue comme dans le mamelon par excitation directe des fibres contractiles circulaires et longitudinales. On le provoque d'ailleurs sur un siphon séparé des centres réflexes nerveux.

L'allongement du siphon peut être également volontaire, ce qui permet à l'animal, ainsi que nous le verrons plus loin, de se servir de cet organe comme d'un instrument de travail.

Rétraction du siphon. — La rétraction du siphon est brusque ou lente, elle est partielle ou totale.

Sous l'influence de la volonté seule, l'animal rétracte son siphon lentement ou brusquement. Mais la rétraction peut toujours aussi être provoquée par une excitation mécanique périphérique : sa *rapidité*, ainsi que son *étendue*, sont toujours alors en rapport avec la *qualité* et avec l'*intensité* de l'excitation.

Lorsque l'animal excité est entier, la rétraction se fait le plus souvent en deus temps. L'excitation détermine d'abord une rétraction lente, s'irradiant autour du point touché, et suivie, au bout d'un intervalle plus ou moins court, d'un raccourcissement soudain et généralisé, qui diffère beaucoup du précédent par sa rapidité et par son amplitude.

Cette contraction secondaire est manifestement de nature réflexe, car si le siphon est séparé du ganglion viscéral par une section passant par sa base, on ne voit plus se produire que la contraction primaire, laquelle n'est pas due aus grands muscles longitudinaus, qui sont au contraire mis en jeu dans la contraction secondaire.

Le raccourcissement primaire est dû à la contraction de la couche myo-épithéliale, provoquée directement par l'excitant péri-

(1) R. Dubois : *Sur la physiologie comparée du thélotisme* : Assoc. d. sc. méd. 1890 et Province médicale, T. V, p. 178.

phérique. On peut s'en assurer en excitant d'un seul côté dans l'eau le siphon étendu d'une Pholade entière. Si l'excitation a été légère, la rétraction ne se manifeste que dans les parties superficielles de la région excitée. Il n'y aura pas alors de rétraction secondaire totale, comme cela se produirait si les grands muscles longitudinaus centraus entraient en jeu, mais seulement incurvation du côté excité.

Il n'est pas nécessaire de se servir d'un siphon entier pour obtenir la contraction primaire : on pourra toujours la provoquer sur un fragment de ce siphon et elle conservera toujours son caractère de lenteur, qui la distingue si nettement de la contraction secondaire.

L'irradiation de la contraction primaire autour du point excité se produit par un phénomène d'auto-excitation comme celui que l'on observe sur les fibres musculaires lisses des vertébrés, ou mieus encore dans la pointe du muscle cardiaque de la grenouille, dont l'enchevêtrement des fibres rappelle celui des éléments contractiles des couches myo-épithéliales du siphon.

Lorsque l'excitation est très légère, très superficielle, comme celle que l'on peut provoquer avec une pointe aiguë ou bien avec une fine baguette de verre imprégnée d'une substance excitante, ou encore avec une parcelle de sel, ou simplement un petit grain de plomb que l'on dépose sur le siphon placé hors de l'eau, le raccourcissement des fibres contractiles sous-épidermiques peut être très limité et l'on ne constate qu'une dépression localisée au point excité, sans que le reste du siphon soit influencé.

Contraction du siphon. — Quand on excite, comme je viens de l'indiquer, la contraction primaire, on provoque en général le raccourcissement à la fois des segments contractiles longitudinaus et des segments contractiles circulaires, d'où il résulte que le siphon se rétrécit en même temps qu'il se raccourcit. Lorsque l'excitation est assez forte, il n'est pas rare que la couche fibro-conjonctive intervienne et, dans ce cas, il peut se produire un véritable étranglement du siphon sous l'influence d'une excitation localisée périphérique. Sous l'action de la volonté ou d'un réflexe,

toute la couche fibro-contractile peut se contracter en même temps que les muscles longitudinaux, alors l'eau contenue dans le siphon est projetée avec une assez grande force au dehors. Enfin, l'animal utilise parfois, dans la partie postérieure seulement, les fibres circulaires pour fermer les orifices du siphon et emprisonner une certaine quantité d'eau dans son intérieur : le siphon devient alors piriforme et résistant. C'est l'attitude qu'il prent ordinairement au moment où le liquide intérieur va être projeté au dehors.

Dilatation du siphon. — La dilatation peut être passive ou active.

Dans le premier cas, tous les muscles sont dans le relâchement et l'eau vient gonfler les parois des canaux devenues flasques et minces. Dans le second cas, l'animal ferme l'extrémité de son siphon et refoule l'eau dans les canaux par le rapprochement des valves, en même temps qu'il s'oppose à son écoulement du côté du pied par le resserrement du sphincter qui l'entoure. En faisant alterner ce refoulement de l'eau avec des mouvements de rétraction des muscles longitudinaux, la Pholade peut imprimer au siphon des changements de longueur et de volume utilisables dans certaines circonstances.

Inflexions, balancement. — Le siphon est susceptible de s'incurver dans toutes les directions, et l'inflexion peut se produire suivant toute sa longueur ou seulement dans une région déterminée, particulièrement vers son extrémité libre. Tantôt cette incurvation est due simplement à l'action des fibres sous-épithéliales, tantôt à l'action isolée des grands faisceaux longitudinaux. Quand ces mouvements se produisent alternativement d'un côté et de l'autre, il peut en résulter un balancement plus ou moins rapide de l'organe. Celui-ci peut même décrire par son extrémité un mouvement circulaire en combinant l'action des divers faisceaux indépendants qui entrent dans sa constitution.

Mouvements de la cloison. — La cloison qui sépare les deus canaux est le siège de mouvements complexes, mais dont on peut facilement saisir le mécanisme en jetant les yeus sur la figure qui

nous montre la façon dont sont disposés les muscles qui la constituent en grande partie. (*pl. X*).

Occlusion du siphon. — L'occlusion de l'extrémité libre du canal ventral peut s'opérer de deus façons : elle peut être complète ou incomplète. Dans la fermeture incomplète, les tentacules qui garnissent cette ouverture, et qui sont d'ordinaire étalés comme les pétales d'une fleur, rapprochent leurs extrémités du centre de l'ouverture et forment un lacis serré permettant encore le passage de l'eau, mais s'opposant à l'entrée de corpuscules solides, même d'un très petit volume. D'autres fois, il y a constriction des fibres circulaires,de l'extrémité seulement. Ce dernier mode de fermeture est commun au siphon ventral et au siphon dorsal.

Grâce aus différents mouvements que je viens d'indiquer, la Pholade peut répondre à divers besoins, en les combinant entre eus de plusieurs manières.

II. — DU ROLE DU SIPHON DANS LE MÉCANISME RESPIRATOIRE

Dans l'état de repos des valves, la circulation de l'eau dans l'appareil respiratoire est assurée par le jeu des muscles qui entrent dans la constitution des parois propres des deus canaus. L'eau chargée d'oxygène est appelée de l'extérieur vers l'intérieur et traverse le siphon ventral à la base duquel s'insèrent les branchies. Après avoir servi à la respiration et s'être chargée d'acide carbonique, l'eau est ensuite rejetée par le canal dorsal. C'est pour cette raison que l'on a donné au canal ventral le nom de *canal branchial* ou encore de *canal aspirateur* et au canal dorsal celui de *canal expirateur*. Au lieu du mot canal ou tube, on emploie souvent celui de siphon, qui doit être réservé à l'ensemble des deus canaus. Cette expression, d'ailleurs, n'est pas absolument exacte, car la circulation de l'eau dans cet organe ne rappelle en rien ce qui se passe dans un siphon proprement dit.

III. — ELIMINATION, EXCRÉTION

Dans certains cas, la direction du courant dans le canal ventral peut être renversée et, par la contraction de ses parois, le siphon peut expulser au dehors soit des produits de secrétion ou d'excrétion, tels que ceus qui résultent de l'exercice de la fonction photogénique, soit des corps étrangers. Caillaud a noté (1) que le produit de désagrégation des roches résultant de leur creusement par la Pholade pouvait être puisé par la bouche et, après avoir traversé le tube digestif, être rejeté par le canal branchial. Les matières excrémentitielles, au contraire, s'échappent par le canal expirateur ou dorsal : elles se présentent souvent sous forme d'un long filament brunâtre ininterrompu. J'ai constaté à la surface d'un de ces filaments, chez une Pholade dactyle conservée vivante dans une cloche de verre depuis plusieurs mois, la présence d'une grande quantité d'algues monocellulaires, les unes vertes et les autres violettes, présentant le même aspect que les algues symbiotiques, qui ont été décrites par Brandt chez les animaus chlorophylliens (2).

Remarque. — *Sur d'autres animaus, j'ai pu suivre ce filament excrémentitiel jusqu'au voisinage de la tige cristalline. Il m'a semblé que la substance gélatineuse de cette singulière formation, dont on ignore le rôle, avait servi de base au filament en question. Sur la tige cristalline, à l'une de ses extrémités demi-fluidifiée, on rencontrait en grand nombre les algues dont je viens de parler, ainsi que d'autres organismes animaus et végétaus vivants. Peut-être la tige cristalline n'a-t-elle d'autre rôle que de fixer et de nourrir des organismes qui peuvent à un moment donné rendre certains services à la Pholade aus dépens de laquelle ils vivent.*

Les canaus du siphon donnent non seulement passage à des matières solides et liquides, mais encore à des gaz dont l'origine

(1) Caillaud : *ext. des ann. d. Mus. de Nantes*, suppl. du 20 août 1855, Nantes imp^e. Mellinet.

(2) Brandt : *Ueber das Zusammenleben von Algen, und Thieren : biol. cent. I*, 1881, 1882, p. 524.

n'est pas connue. Ces gaz sont très vraisemblablement le résultat d'une excrétion et ne sont pas empruntés à l'air libre, car ils peuvent être expulsés en assez grande abondance à l'état normal et spontanément par des animaus immergés depuis longtemps. Un abondant dégagement de ces gaz peut être obtenu en plongeant une Pholade dans l'eau bouillante. A l'état normal, la quantité expulsée en une seule fois ne dépasse pas, en général, deus à trois centimètres cubes, mais elle est parfois plus considérable chez les individus de grande taille, ce qui nous a permis d'en faire l'analyse.

	1re ANALYSE	2me ANALYSE	3me ANALYSE
Volume total du gaz expulsé .	6cc. 4	8cc. 36	4cc. 36
Acide carbonique.....	0 2	0 00	0 00
Oxygène.....	1 2	1 54	0 74
Azote	5 0	6 82	3 62
Oxygène °/₀	18 6	18 4	16 5

La faible teneur de ces mélanges en acide carbonique tient probablement à la solubilité relativement forte de ce gaz dans l'eau. Quant à la proportion d'oxygène, plus faible que dans les gaz simplement dissous dans l'eau aérée à la pression ordinaire, elle semble indiquer que ce mélange est de l'air extrait de l'eau par la Pholade, mais ayant servi déjà à la respiration ; toutefois, on s'explique difficilement la présence d'une aussi grande quantité d'azote dans cet air.

Je rappèlerai enfin que le mode de terminaison des deus canaus présente une disposition avantageuse pour éviter le mélange de l'eau pure et de celle qui est souillée par les déjections. Lorsque le siphon est étendu, on constate que l'extrémité du canal dorsal est libre et que son orifice est tourné vers la face de l'animal, tandis que l'orifice du canal aspirateur s'ouvre directement en arrière,

c'est-à dire en haut, lorsque la Pholade occupe dans son trou sa position naturelle.

IV. — ROLE DU SIPHON DANS LA REPRODUCTION

Le canal aspirateur sert également de conduit vecteur pour les œufs; j'ai eu, en effet, plusieurs fois l'occasion d'observer leur présence dans le mucus qui recouvre ses parois; ce fait n'a rien de surprenant étant donné que les œufs séjournent souvent pendant un certain temps dans les feuillets des branchies (Poli), où ils trouvent sans doute des conditions particulièrement favorables à l'exercice de leur respiration, c'est-à-dire de l'eau pure et sans cesse renouvelée. Il est probable que le siphon joue aussi un rôle important au point de vue de la fécondation, mais je n'ai rencontré dans les auteurs aucun renseignement à ce sujet et mes observations sont encore trop incomplètes pour qu'il me soit permis de formuler une opinion sur cette question qui fera ultérieurement l'objet d'une étude spéciale.

V. — TRAVAIL DU SIPHON — PERFORATION DES ROCHES

La contraction du siphon est suffisamment puissante pour soulever des poids assez forts. On peut s'en assurer en fixant dans une cuve rempli d'eau une Pholade bien portante et en reliant le bout de son siphon à l'extrémité d'un fil qui se réfléchit sur une poulie et dont l'autre extrémité supporte un étrier ou un crochet que l'on peut charger de poids variables. J'ai même pu en remplaçant, sur une certaine étendue, la portion du fil allant du siphon à la poulie, par une mince tige de verre filé portant un levier très léger, déterminer par la méthode graphique, la nature et la valeur du travail fourni en fonction de certaines excitations (*v. fonction dermatoptique, chap. V, 3e part.*)

La force de rétraction déployée par le siphon de la Pholade peut être assez grande pour triompher de la résistance de son tissu, qui

peut se déchirer dans certains cas, sous l'influence de sa propre traction et échapper ainsi à une violence extérieure. Quant aus mouvements que le siphon peut exécuter dans différentes directions, ils n'ont pas seulement pour but de se prêter aus diverses fonctions dont j'ai parlé plus haut, mais ils lui permettent encore d'accomplir un travail de protection, qui joue un grand rôle dans la vie de ce mollusque : je veus parler de la perforation du sol dans lequel la Pholade creuse la demeure où elle vit et meurt en recluse. Non-seulement les pièces de la coquille, qui recouvrent la Pholade, sont loin de posséder la résistance de celles de l'huître comestible par exemple, mais, en outre, elles laissent à nu une partie du corps de l'animal, qui deviendrait bientôt la proie des crabes ou d'autres animaus marins carnassiers, s'il n'avait le talent de se creuser une retraite sous l'argile et même dans les roches les plus dures. Un pareil travail semble d'autant plus surprenant de la part de ce mollusque, qu'il est incapable de déplacer son corps lourd et pesant lorsqu'il est extrait de son trou. Le siphon seul peut s'étendre et s'incliner dans diverses directions. Placée dans des bacs, la Pholade reste paresseusement étendue sans pouvoir même pénétrer le sable ou l'argile sur lequel elle repose, comme le font beaucoup d'autres bivalves. Il faut donc admettre, non qu'elle naît dans la roche, comme l'a prétendu Aldrovande, mais qu'elle y entre très jeune. Il n'est pas nécessaire que le fond soit encore à l'état de vase molle ainsi que le dit Réaumur (1), mais, on ignore à quelle période de leur évolution se fait cette pénétration, et la forme qu'elles affectent au moment de leur naissance est elle-même inconnue.

Caillaud (2) a trouvé dans le roc des Pholas candida dont la grosseur ne dépassait pas celle d'un grain de mil et des Pholas dactylus dont la longueur n'excédait pas cinq millimètres (3). Elles y pénètrent donc de très-bonne heure, mais sans que l'on sache comment. On les rencontre aussi bien enfoncées dans des argiles

(1) Réaumur — C. R. 1872, p. 155.

(2) Caillaud, *Catalogue des radiaires, des annélides, des cirrhipèdes et des mollusques marins, terrestres et fluviatiles de la Seine-Inférieure*, 1865, Nantes.

(3) Du même, J. de Conch. T. I., p. 360, 1850.

molles ou compactes que dans des roches d'une grande dureté. Caillaud les a vues perforer des blocs de calcaire tendre apportés des environs de Rouen pour la jetée du Croisic ; aus environs du Pouliguen, elles perforent les gneiss surmicacés, le micaschiste et le talc. Enfin des espèces fossiles ont été rencontrées dans les porphyres protogynes altérés de Lessine (Belgique) et dans les roches volcaniques.

Non seulement on ignore encore comment la Pholade pénètre dans la roche, mais les auteurs ne sont pas même d'accord sur la façon dont elle agrandit sa demeure selon les besoins de son développement.

D'après Deshaies (1), il s'agirait d'une action chimique produite par une sécrétion acide qui serait ensuite neutralisée par le mucus. Cette opinion est d'autant moins acceptable que la Pholade perfore les roches les plus différentes au point de vue chimique, même les argiles compactes et que, d'autre part, on peut observer sur les parois de son trou les traces évidentes d'une action mécanique exercée par les aspérités de la coquille. Les observations et les expériences de Caillaud (*loc. cit.*), de Robertson (2), de Aucapitaine (3) et celles plus récentes de J. Prié (4) mettent hors de doute que l'agrandissement du trou de la Pholade est dû au frottement de la coquille contre les parois. Mais il existe encore de nombreuses divergences entre les auteurs sur la façon dont s'effectue ce frottement.

Parmi les auteurs qui ont écrit sur cette question de la perforation des roches on peut encore citer Adanson (5), Bonati (6),

(1) Deshaies, j. de conch., 1850, p. 22 : *Quelques observations au sujet de la perforation des pierres par les mollusques.*

(2) Robertson : *Sur la perforation des pierres par le Pholas dactylus* : j. de conch., 4, 1853, p. 311.

(3) Aucapitaine : *Note sur les moyens qu'emploient les Pholades pour creuser les roches* : C. R. XXXIII, p. 661, 1851, et XIX, p. 402, 1851.

Du même : *Observations sur la perforation des rochers par les mollusques du genre Pholas* : in rev. magaz. zool., 2e sér., III, p. 486, Paris 1854.

(4) J. Prié : Assoc. franc., p. 565, 1883.

(5) Adanson : *hist. d. Sénégal*, coq., p. 262, 1757.

(6) Bonati, *Récréatio mentis et oculi.*

D'argenville (1), De la Faille de la Rochelle (2), Fleurian de Bellevue (3), qui ont également exposé des idées théoriques diverses sur ce mécanisme.

Le principal rôle a été attribué soit au mouvement d'ouverture ou de fermeture des valves, sous l'influence des muscles qui les mettent en jeu, soit à l'action du pied agissant comme une ventouse, et susceptible de faire tourner la coquille en se déplaçant. Caillaud a cependant admis dans son dernier travail sur ce sujet l'intervention du siphon qui se gonflerait pour prendre un point d'appui sur les parois et servir de moteur.

Il résulte de nos expériences que c'est cette dernière opinion qu'il y a lieu d'adopter définitivement.

J'ai pu conserver pendant près d'une année une Pholade dactyle, au laboratoire de physiologie générale de la Faculté des sciences, dans une cloche où l'eau de mer n'était jamais renouvelée, mais dans laquelle des algues vertes s'étaient spontanément développées. On se contentait de remplacer par de l'eau douce celle qui s'était échappée par évaporation. Le mollusque était verticalement enfoncé dans l'argile, qui garnissait le fond du vase, jusqu'au niveau de l'extrémité postérieure de ses grandes valves, c'est-à-dire jusqu'à la naissance du siphon.

Pendant plusieurs mois que je pus l'observer à loisir, il n'y eut aucun déplacement du corps de l'animal, bien que l'action du pied et des valves pût s'exercer librement. J'eus alors l'idée de fournir au siphon un point d'appui en l'entourant incomplètement d'un bloc d'argile dure, formant une gouttière étroite dans laquelle le siphon pouvait s'engager en partie. Aussitôt la Pholade se mit au travail gonflant son siphon et prenant un point d'appui sur les parois de la gouttière ; en même temps elle commença à tourner sur elle-même et à s'enfoncer dans l'argile.

(1) D'argenville : Conchyl., 2e éd., p. 322 et *Enumerationis fossilium quæ in omnibus Galliæ provinciis reperiuntur tentamina.*

(2) De la Faille, de la Rochelle : mem. s. la phol. Ac. de la Rochelle, p. 93, 1763. (Mémoire lu en 1756; extrait dans le Mercure en 1855).

(3) Fleurian de Bellevue, Acad. d. sc. et *Journal de physique* de De la Metherie, Germinal, an X.

Il est bien évident pour moi que dans l'état adulte, l'organe le plus important, le seul actif à mon sens dans la perforation des roches est le siphon, qui imprime le mouvement de rotation et permet à la Pholade de râper les roches avec lesquelles elle se trouve en contact.

Le siphon de la Pholade sert donc non-seulement à assurer l'exercice des fonctions les plus importantes : respiration, alimentation, excrétion, reproduction, mais il est encore un organe de locomotion et de travail proprement dit.

Des propriétés si multiples, si variées, réunies dans un seul organe suffiraient déjà à justifier la complexité de sa structure intime. Pourtant je n'ai pas encore parlé des fonctions qui donnent au siphon de ce mollusque un intérêt véritablement capital au point de vue de la physiologie comparée.

Chez la Pholade, le toucher, la gustation, l'olfaction et la vision ont surtout leur siège dans le siphon : or, les notions anatomiques que nous avons acquises nous montrent que l'on n'y rencontre aucun des appareils compliqués qui concourent à l'exercice de ces sensations chez les animaus supérieurs.

On comprendra facilement les avantages que présente l'étude des organes sensoriels réduits à état rudimentaire, surtout lorsqu'on aura pu se convaincre que la nature produit les effets les plus variés avec les moyens les plus simples.

Les réactions par lesquelles la Pholade manifeste sa sensibilité sont aussi nombreuses que les excitations qui peuvent mettre en jeu son irritabilité, mais ce qu'il y a de véritablement instructif, c'est qu'elle peut, comme on va le voir, écrire ses propres sensations dans un langage très-clair et très-précis.

TROISIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE COMPARÉE

Du siphon considéré comme organe de sensibilité générale et spéciale

I. — Action des excitants mécaniques et électriques. — Sensations tactiles

Bien que le siphon puisse être, comme on vient de le voir, considéré comme un organe de travail et qu'il soit par cela même exposé à des froissements continuels contre les parois d'argile grossière ou de rocher de sa demeure, la sensibilité tactile n'en est pas moins extrêmement développée, ce qui ne saurait nous surprendre, puisque cette coïncidence se trouve précisément réalisée dans la main de l'homme.

Je me suis assuré que tous les points de la surface du siphon pouvaient réagir au contact, même très léger, d'un corps dur ayant une surface très réduite, tel que la pointe d'un stylet ou d'une fine aiguille.

La réaction qui suit l'excitation mécanique peut affecter deus formes très distinctes, dont nous avons déjà dit quelques mots à propos des mouvements du siphon (2me partie. chap. I. p. 29.)

Dans la première, on observe seulement au point touché une

légère dépression, qui pourra aller en s'étendant de proche en proche, soit circulairement, soit longitudinalement, soit enfin dans les deus sens à la fois par un mécanisme que nous avons déjà étudié. Quand ce phénomène superficiel se produit isolément, c'est que l'excitation périphérique a été légère ou bien que l'on a agi sur un siphon séparé des ganglions viscéraus. Mais lorsque la Pholade est entière et que l'excitation mécanique a été assez forte et assez prolongée, elle est bientôt suivie d'une rétraction brusque du siphon tout entier, d'ordre réflexe, et qui s'exécute par l'intervention des grands muscles centraus longitudinaus. Cette action réflexe peut suivre d'assez près l'excitation pour que la contraction locale des segments musculaires sous-épithéliaus passe inaperçue, mais elle est toujours facile à constater lorsque l'animal est fatigué ou épuisé.

On peut analyser, par la méthode graphique, beaucoup plus exactement ces phénomènes, dont nous avons déjà parlé dans un chapitre précédent, mais sur lesquels il importe d'insister. Pour cela, il suffit de rattacher l'extrémité du siphon au moyen d'un fil, ou mieus d'une tige de verre filé au bras de levier d'un myographe à transmission, et d'exciter mécaniquement la surface du siphon avec une barbe de plume, par exemple.

Si le siphon est détaché du corps de l'animal ou si l'ébranlement mécanique est assez faible pour ne pas être communiqué aus couches profondes, on obtient une courbe unique, croissant lentement et régulièrement.

Fig. 1

Quand la Pholade est entière et bien portante, cette première contraction, qui est d'abord localisée, mais qui tent à s'irradier à

la surface, a eu à peine le temps de se produire que déjà la grande contraction réflexe des muscles centraus éclate avec sa brusquerie caractéristique, ainsi que le montre la figure suivante.

Fig. 2

Lorsque l'animal est fatigué, malade ou engourdi par le froid, la contraction secondaire ou réflexe des grands muscles peut se montrer beaucoup plus tard. Alors le tracé qui démontre l'existence de la contraction primaire a le temps de se développer et n'est plus coupé dès son origine par la contraction secondaire.

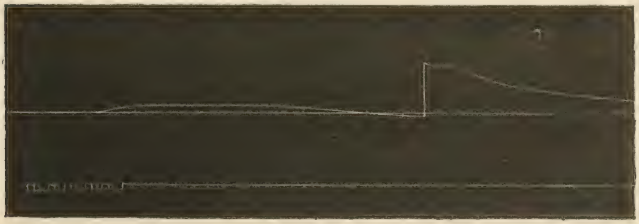


Fig. 3

Le tracé de la figure 3 a été obtenu avec un animal fatigué et la durée de l'excitation est marquée en demi-secondes sur la ligne inférieure ou ligne de zéro. La contraction primaire coïncidait presque avec l'excitation dans l'expérience qui a donné le tracé 2, tandis qu'elle s'est montrée beaucoup plus tardivement dans le

tracé 3 (au bout d'une seconde et demie). Cette contraction s'est en outre prolongée bien au-delà du temps pendant lequel a duré l'excitation. Enfin, la contraction secondaire est apparue aussi très tardivement, alors que le raccourcissement du siphon produit par la contraction primaire avait déjà complètement disparu.

L'ordre dans lequel apparaissent ces deus contractions peut être renversé si, au lieu de porter l'excitation sur la périphérie du siphon, on excite soit les nerfs centrifuges qui commandent aux muscles longitudinaus centraus, soit ces mêmes muscles directement par un courant galvanique.

Fig. 4

Le tracé de la figure 4 a été obtenu en provoquant une contraction générale du siphon détaché par l'excitation galvanique de son extrémité centrale.

Fig. 5

Le tracé de la figure 5 montre un phénomène du même ordre que le précédent, mais obtenu en excitant les nerfs moteurs sur une pholade entière.

Les notions que nous avons acquises précédemment nous permettent d'expliquer facilement le mécanisme de ces diverses réactions.

Dans l'expérience qui a donné le tracé du numéro 2, les fibres musculaires sous-épithéliales se sont d'abord contractées, puis étant données les relations étroites qui existent entre cette couche contractile et la couche neuro-conjonctive sous-jacente, celle-ci a été ébranlée : l'excitation des éléments nerveus résultant de cet ébranlement a été transmise aus centres nerveus, d'où une excitation réflexe est partie pour provoquer la contraction des muscles longitudinaus.

C'est pour ce motif que j'ai donné le nom de *système avertisseur* à l'ensemble des éléments épithéliaus et contractiles de la couche myo-épithéliale.

Dans toutes ces expériences, il importe de tenir le plus grand compte du déterminisme expérimental, car on pourra obtenir avec le même excitant, selon son intensité ou bien selon la persistance ou la répétition de son application, des courbes différentes.

C'est ainsi que dans l'expérience qui a donné le tracé n° 5 on pourra peu à peu faire disparaître par la fatigue la courbe fournie par la contraction des grands muscles longitudinaus, en répétant plusieurs fois de suite l'excitation centrale galvanique du siphon, comme le montrent les figures 5, 6, 7 et 8

Fig 6

Le deusième tracé (*fig. 6*), recueilli après plusieurs excitations successives, montre que la première contraction a déjà notableblement diminué d'amplitude, tout en conservant sa brusquerie du début.

A son tour, cette brusquerie va disparaître si l'on continue les excitations, soit parce que les grands muscles longitudinaus cesseront de se contracter, soit parce que leur contraction devenue paresseuse sera fusionnée avec celle des autres éléments contractiles.

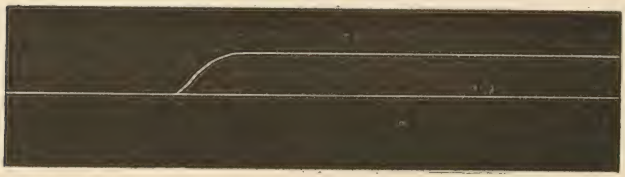


Fig. 7

Fig. 8

Les tracés 7 et 8 permettent de suivre cette fusion successive. Il résulte de ces faits qu'on pourra obtenir des courbes très analogues avec un siphon dont les muscles centraus ne réagissent plus sous l'influence d'une excitation directe ou centrifuge et avec un autre siphon, non fatigué, mais détaché de l'animal (*fig. 9*) et par conséquent séparé des centres réflexes.

Dans ces deus cas, c'est la contraction du système avertisseur qui prédomine, avec les caractères que nous lui avons assignés, mais la *dissociation* de la contraction primaire et de la contraction secondaire est obtenue par des procédés différents.

Dans d'autres cas, au contraire, c'est la contraction du système avertisseur qui peut faire défaut alors que celle des muscles lon-

gitudinaus peut encore être provoquée. Un semblable résultat pourra être obtenu en fatiguant d'abord le système avertisseur d'un siphon détaché par un excitant spécial, tel qu'une vive lumière (*v. Vision dermatoptique*, chap. V, 3me part.), puis en faisant agir, aussitôt cette fatigue obtenue, un courant galvanique sur l'ensemble du siphon.

Fig. 9

Il n'est pas même nécessaire, pour obtenir une contraction unique, de faire intervenir l'action de la lumière jusqu'à épuisement de l'excitabilité du système myo-épithélial, il suffit de provoquer par l'éclairage la contraction du système avertisseur et, lorsque celle-ci a été obtenue de lancer dans le siphon éclairé une excitation galvanique unique. Le tracé de la figure 10 a été obtenu par une

Fig. 10

dissociation de cet ordre dans laquelle la contraction primaire ou contraction du système avertisseur fait défaut, tandis que la contraction des muscles centraus persiste.

Avec des siphons détachés et exposés à la lumière on pourra également obtenir par l'excitation électrique des tracés très voisins de ceus qui sont représentés dans les figures 5 et 6 fournis par des Pholades placées dans l'obscurité, sans que cependant le système avertisseur entre en jeu. Dans ce cas, une excitation électrique unique ne suffit pas.

Fig. **11**

La figure 11 reproduit un tracé de cette nature, mais il a fallu deus excitations galvaniques successives pour obtenir cette forme, qui est bien évidemment le résultat de ce que l'on est convenu d'appeler une secousse *musculaire additionnelle.*

Lorsque la première excitation a été violente, la seconde contraction peut affecter la lenteur caractéristique de la contraction des fibres superficielles, bien que cette seconde contraction soit comme la première, limitée aus muscles centraus.

Fig. **12**

Le tracé suivant (*fig. 12*) montre trois secousses additionnelles, obtenues en augmentant la force du courant d'induction pendant

une contraction tétanique, et l'on peut constater que la rapidité de la contraction diminue à chaque secousse du muscle tétanisé.

Lorsque l'intensité de l'excitant ne varie pas pendant l'excitation galvanique, on obtient, au lieu de secousses additionnelles bien caractérisées, un véritable tétanos qui donne une courbe très analogue à celle du système avertisseur réagissant seul, sous l'influence de la lumière par exemple, dans un siphon détaché.

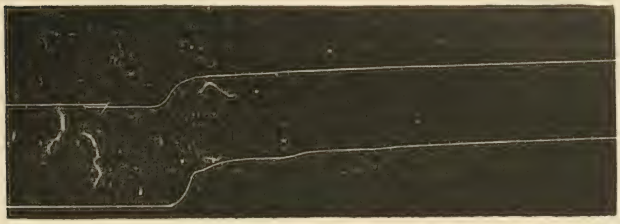


Fig. 13

Le second tracé de la figure 13 montre bien nettement que ce tétanos est le résultat de la fusion de plusieurs contractions partielles, qui se confondent pour donner une contraction homogène.

L'excitation mécanique et surtout l'excitation électrique du siphon d'une Pholade entière et bien portante donne toujours des courbes présentant une grande brusquerie dans le début de la contraction réflexe et en général une grande amplitude, mais on conçoit facilement que cette amplitude puisse varier beaucoup avec la taille de l'animal.

Qu'il s'agisse de l'excitation mécanique proprement dite ou de l'excitation électrique, j'ai toujours constaté que le temps perdu ou période d'excitation latente diminuait avec l'augmentation d'intensité de l'excitant.

La période latente, dans un siphon excité au moyen d'une pile au bichromate de potasse et d'un courant n° 1 de la bobine de Dubois Reymond a atteint une durée de huit centièmes de seconde,

tandis qu'elle a été seulement de cinq centièmes avec le n° 2 de la même bobine. (1)

Lorsque le siphon est isolé et placé dans une cuvette avec de l'eau de mer bien aérée, il continue d'y vivre pendant un jour ou deus. Il peut en être de même d'ailleurs dans une atmosphère humide.

L'excitation violente produite par le traumatisme résultant de la section persiste longtemps dans le bout proximal de l'organe, mais, la contracture qui en résulte et qui d'ailleurs, est très localisée, n'a d'autre effet que d'empêcher le siphon de s'anémier complètement.

Avec la vitalité de l'organe, l'excitabilité mécanique s'éteint peu à peu du bout proximal vers l'extrémité du siphon.

Ce sont d'abord les fibres longitudinales superficielles qui perdent les premières leur irritabilité; puis ensuite les fibres circulaires qui représentent l'*ultimum moriens* des éléments contractiles du siphon.

La sensibilité tactile ou générale s'exerce donc par toute la surface externe du siphon où elle se confont avec l'irritabilité musculaire des éléments contractiles du système avertisseur.

Elle existe aussi, bien que plus obscurément, sur la paroi interne des siphons et est plutôt amoindrie qu'exagérée au niveau des organes de Poli, qui répondent aus excitations mécaniques par une réaction spéciale (v. fonction photogénique).

Toutefois, il ne serait pas exact de dire que la sensibilité générale est absolument confondue avec la sensibilité tactile

(1) *Remarque.* Quant aus autres modifications imprimées aus contractions du siphon par les variations de l'excitation mécanique ou électrique, elles n'offrent qu'un intérêt secondaire parcequ'elles sont de même ordre que celles qui ont été observées pour les muscles en général. Il sera beaucoup plus intéressant de faire une analyse très exacte de ces phénomènes lorsqu'il s'agira d'étudier graphiquement les contractions provoquées par un agent qui n'a pas encore été appliqué en myographie, comme excitant physiologique, je veus parler de la lumière. (1)

(1) Postérieurement à la publication des principaus résultats de mes expériences M. d'Arsonval a publié, relativement à l'action de la lumière sur les muscles, d'intéressantes recherches, dont il sera question à propos de la vision dermatoptique.

proprement dite, chez la Pholade. Il est manifeste au contraire que les véritables organes du tact sont les tentacules qui garnissent l'orifice du canal ventral. Ces appendices sont très mobiles : lorsque le ciel est pur et que l'eau est transparente, l'orifice du siphon est largement ouvert et la couronne de tentacules reste épanouie à l'orifice du trou que ne dépasse pas le siphon à l'état naturel. Mais il suffit du moindre ébranlement du sol ou du plus léger contact avec un corps étranger pour voir se fermer aussitôt la couronne tentaculaire, puis le siphon se rétracter en rejetant son contenu liquide.

Lorsque le temps est sombre, ou l'eau trouble, les tentacules sont en général ramenés vers le centre de l'orifice du siphon, comme si l'animal redoutait la pénétration inopinée d'un ennemi à la faveur de l'obscurité.

Si quelque petit animal cherche à forcer la fragile barrière de dentelle formée par les tentacules à l'entrée du canal aspirateur, l'extrémité du siphon se resserre comme un sphincter et une véritable trombe d'eau brusquement lancée par une contraction totale du siphon peut rejeter au loin l'assaillant.

Nous savons que la structure des tentacules ne diffère pas fondamentalement de celle des autres parties du derme : toutefois les éléments contractiles qui s'y terminent sont notablement plus fins et plus déliés (*pl. III, fig. 2*).

Je n'ai pu découvrir dans ces papilles tactiles aucune terminaison nerveuse spéciale et il y a lieu d'admettre que les excitations tactiles, comme dans le thélotisme, mettent directement en jeu l'irritabilité des fibres contractiles superficielles, qui ébranlent consécutivement les éléments nerveux situés plus profondément.

Si l'on ampute l'extrémité du siphon portant les tentacules, son orifice reste ouvert, mais au bout d'un temps relativement court (sis à huit jours) on voit de nouveaus tentacules repousser sur la cicatrice du siphon, comme cela se produit après l'amputation d'un membre chez certains vertébrés.

III. — De l'audition

C'est en vain que j'ai cherché à constater l'existence du sens de l'ouïe chez la Pholade dactyle. Les bruits les plus intenses, les sons les plus aigus obtenus au moyen d'une sirène ou de cylindrès métalliques pouvant donner jusqu'à 36,000 vibrations à la seconde n'ont provoqué aucune réaction significative. Le résultat a été le même avec des animaus sortis de l'eau ou immergés. En revanche, chez ces derniers, le moindre ébranlement du liquide, par un très petit corps tombant d'une certaine hauteur peut provoquer des mouvements des tentacules du siphon, mais il est bien évident qu'il s'agit ici d'un phénomène de tact proprement dit et que ce sont les ondulations du liquide ébranlé qui jouent dans ce cas le rôle d'excitant mécanique. Un bruit, un son, si peu intense soit-il, ne pouvant se produire dans l'eau, sans qu'il en résulte un ébranlement oscillatoire, on voit comment le tact, qui s'exerce ici grâce à l'irritabilité de la substance contractile, pourrait se substituer à un organe auditif proprement dit. Pour cela il suffirait que les ondulations qui résultent des sons produits eussent l'amplitude ou la vitesse voulue pour mettre en branle l'irritabilité du système avertisseur.

Peut-être le siphon de la Pholade est-il insensible au son, uniquement parce qu'il n'existe aucun appareil de renforcement dans les points où le tact est le plus développé.

D'ailleurs, *dans l'organe auditif, chez les animaus les plus élevés en organisation, les terminaisons nerveuses ne sont pas directement excitées par le son. Il faut un intermédiaire qui joue le même rôle que le système avertisseur de la Pholade pour les autres sensations.*

III. — De l'odorat

Pour les animaus qui vivent au sein de l'eau, il est très difficile de séparer nettement l'odorat du goût et il serait bien imprudent de déclarer que telle substance insipide qui agit seulement sur

notre olfaction, doit être également une substance odorante, mais non sapide pour un mollusque marin réagissant sous son influence.

Ce que l'expérience démontre c'est que la Pholade sortie de l'eau et placée dans l'air humide où elle peut vivre très longtemps, se comporte au point de vue de l'olfaction à peu près comme l'escargot.

J'ai démontré (1) au moyen d'un grand nombre de réactifs odorants que la sensibilité olfactive n'est pas localisée chez ce mollusque pulmoné, comme on l'a prétendu, à l'extrémité des petits tentacules, mais qu'elle est diffuse et seulement plus ou moins prononcée et spécialisée, suivant les diverses régions du manteau qui recouvrent la partie protractile du corps de l'animal.

J'ai montré en outre, par des expériences variées et par l'observation directe, que dans la sensation olfactive, chez l'*Hélix pomatia, ce n'est pas la neurilité ou excitabilité des terminaisons nerveuses sensorielles qui entre en jeu primitivement, mais bien l'irritabilité des segments contractiles avec lesquels elles se continuent vers l'extérieur, aussi bien chez les invertébrés que chez les vertébrés.*

En effet, sur des tronçons de tentacules et sur des fragments de tégument cutané, absolument séparés de tout centre ganglionnaire nerveux et placés dans la chambre humide on peut, à l'aide d'un faible grossissement, distinguer très nettement des mouvements fibrillaires, qui ne peuvent avoir leur siège que dans les prolongements myo-épithéliaus ausquels aboutissent les fibrilles nerveuses terminales des nerfs cutanés, et qui se produisent toutes les fois que certaines vapeurs odorantes sont introduites dans la chambre humide.

Le même phénomène s'observe avec les téguments de la Pholade, quoique plus difficilement. D'ailleurs, cela ne saurait surprendre, car il n'existe pas de différence morphologique fondamentale entre la structure du manteau de la Pholade et celle du tégument de l'escargot.

(1) R. Dubois : *sur la physiologie comparée de l'olfaction.* C. R. de l'Académie des sciences, juillet 1890.

L'action des substances odorantes sur le siphon de la Pholade entière est on ne peut plus facile à mettre en évidence. On place ce mollusque dans une cuvette inclinée, ne renfermant que la quantité d'eau de mer nécessaire pour que la plus grande partie du corps soit immergée, le siphon restant en dehors du liquide.

L'expérience étant ainsi disposée, on attent que l'allongement du siphon se produise et que les tentacules s'épanouissent.

Si, à ce moment, on approche de la surface de l'extrémité du siphon une baguette de verre imprégnée d'une substance odorante on verra souvent se produire, au bout d'un intervalle de temps plus ou moins court, une contraction dont l'amplitude et la brusquerie varieront avec la nature de l'agent excitant. Quelques substances odorantes pour nous se sont montrées inactives sur la Pholade. Mais, ce qui m'a paru en outre ressortir clairement des nombreuses expériences que j'ai faites avec les corps volatils les plus divers, c'est qu'il n'existe aucune relation apparente entre les propriétés chimiques, caustiques ou irritantes des vapeurs employées et leur action sur l'olfaction.

J'ai réuni dans le tableau suivant les principaux résultats obtenus (1).

Vapeurs odorantes pour la Pholade	*Vapeurs indifférentes*
Xylène : très actif, rapide	Toluène.
Paraldéhyde : très actif, lent	Aniline.
Nitrite d'amyle : très actif	Isodichlorhydrine glycérique.
Sulfure de carbone : très actif, rapide	Xylidine.
Ammoniaque : très actif, très rapide	Quinoleïne.
Crésylol : très actif, mais un peu lent	Alcool propylique.
Alcool amylique : actif, rapide	Essence d'anis.
— éthylique : très actif, mais lent	— de térébenthine.
Acide acétique : actif, rapide	— de menthe
Aldéhyde : actif, rapide	— de genièvre,
Essence de camomille : actif, rapide	— de girofles.

(1) L'expression « substance très active » signifie que le corps employé provoque une contraction d'une grande amplitude. Il n'y a pas de rapport constant entre l'amplitude de la contraction et la rapidité avec laquelle elle apparaît ou se développe.

Vapeurs odorantes pour la pholade	*Vapeurs indifférentes*
Alcool isopropylique : actif, assez rapide	— de canelle.
Chloroforme : actif, assez rapide	Nitro-benzine.
Essence d'aspic ; actif, lent	Phénol.
Camphre : actif, mais très lent	Diméthyle aniline.
Essence de Romarin : actif, lent	
Alcool butylique : actif, lent	
— méthylique : actif, lent	
Ether amylantique : actif, rapide	
Ether ordinaire : actif, rapide	
Benzine : peu actif, lent	
Orthotoluidine : action faible, lente	

Il est certain que les vapeurs des corps très caustiques, tels que l'ammoniaque ou l'acide acétique, produisent toujours une contraction, mais cette condition n'est pas nécessaire, puisque l'on voit des corps qui ne jouissent d'aucune propriété irritante bien marquée, tels que le xylène, le camphre, l'essence de camomille, donner lieu à une réaction olfactive, tandis que d'autres, tels que l'essence de menthe ou de cannelle, se montrent inactifs.

Comme chez l'escargot, toutes les parties du manteau ne semblent pas également sensibles : les mouvements fibrillaires (contraction primaire), qui précèdent le retrait du siphon, se montrent ordinairement en premier lieu du côté des tentacules ; quand l'action olfactive est peu prononcée, les mouvements sont limités à cette partie du siphon, et il n'y a pas de contraction réflexe. Mais les mouvements fibrillaires peuvent également se montrer sur des fragments de siphon privés de tentacules et détachés du corps de l'animal.

VI. — De la gustation

On sait que certains mollusques manifestent nettement la faculté qu'ils ont de faire un chois raisonné ou instinctif de leurs aliments, alors que l'odorat ne peut leur rendre aucun service sous ce rapport, par exemple s'il s'agit de substance ne contenant

aucun principe volatil. Il en est de même lorsqu'avec l'odorat la vue fait complètement défaut.

D'autres mollusques semblent au contraire tout à fait indifférents et introduisent en même temps dans leurs organes digestifs la vase et les matières inertes ou nutritives qui se trouvent à leur portée. On peut donc admettre l'existence du goût chez certains invertébrés appartenant à cet embranchement, chez l'escargot et la limace entre autres, bien que les preuves expérimentales nous manquent presque complètement.

En ce qui concerne les lamellibranches, les seules indications que nous possédions sur ce sujet sont dues à Flemming qui a décrit dans le genre pecten des verrues épithéliales pouvant être certainement comparées aus organes gustatifs des larves de grenouille étudiées par Schulze. Mais Flemming pense avec raison que les fonctions d'un organe ne sauraient se déduire de sa forme ou de sa structure.

Il était donc important d'instituer sur ce point intéressant de la physiologie comparée des organes des sens, des expériences susceptibles de nous renseigner sur l'existence de la gustation chez la Pholade, sur sa plus ou moins grande perfection, sur sa localisation et sur son mécanisme, dans le cas où l'existence de ce sens nous aurait été révélée.

Or, rien n'est plus facile que d'obtenir sur ce sujet des renseignements de la Pholade. Pour cela, on garnit un vase en verre cylindrique d'argile dans laquelle on creuse une cavité destinée à recevoir la partie inférieure du corps de l'animal, le siphon et la partie supérieure des grandes valves étant laissés en dehors.

On remplit alors le vase d'eau de mer, et lorsque la transparence est parfaite, on voit la Pholade allonger son siphon et ouvrir l'orifice du canal ventral en étalant sa couronne de tentacules. A ce moment, on laisse tomber à la surface de l'eau de mer, au-dessus de l'orifice du canal ventral, quelques gouttes d'une solution de picro-carminate d'ammoniaque, dont l'amertume est très prononcée et dont on peut facilement suivre les cercles de diffusion en raison de l'intensité de son pouvoir colorant.

Au moment où la coloration rouge envahit les zones liquides

qui baignent l'orifice du siphon, les tentacules se replient vers le centre de l'orifice du canal aspirateur, qui se ferme, puis, au bout d'un certain temps, le siphon se contracte fortement et rejette brusquement au dehors le liquide amer.

Il ne s'agit certainement pas ici d'une action topique, caustique ou autre, mais bien réellement d'une véritable impression gustative, car on pourra provoquer le même phénomène avec d'autres substances amères n'exerçant aucune action irritante sur nos tissus, non volatiles et d'ailleurs parfaitement indifférentes ou neutres au point de vue chimique : le sulfate de quinine, le chlorhydrate de strychnine, l'aloès, le quassia amara, l'extrait de gentiane, le sulfate de magnésie sont dans ce cas.

On obtiendra un résultat de même ordre avec les substances qui nous donnent la saveur salée : le sel marin, qu'il faudra alors employer en solution saturée, car l'eau de mer en contient déjà une forte proportion et aussi avec les corps à saveur acide, même les moins actifs chimiquement : acide acétique très dilué, acide tartrique, acide citrique, lactique en solutions très étendues ; les sels à saveur alcaline : carbonate et bicarbonate de soude, carbonate de potasse et d'ammoniaque, etc., fournissent également des réactions caractéristiques.

D'autres substances peuvent être introduites dans le canal aspirateur sans provoquer la contraction secondaire qui d'ordinaire est accompagnée de l'expulsion brusque du liquide contenu dans le siphon. Le sucre de canne, la glycose, la dextrine ou solutions concentrées sont dans ce cas. On observe le plus souvent un mouvement lent et très faible, dû à la contraction primaire, suivant de très près la pénétration du liquide sucré. D'autres substances, telles que la gomme, se sont montrées complètement inactives.

On peut constater par l'examen direct que les contractions primaire et secondaire présentent des caractères variables avec le degré de concentration des solutions de substances sapides employées comme réactifs physiologiques.

Mais, pour analyser ces caractères, il est indispensable d'avoir recours à la méthode graphique.

Pour cela, on peut adopter deus dispositifs différents, selon que

les substances sapides devront être déposées directement à la surface du siphon maintenu hors de l'eau, ou bien selon que l'on se proposera d'agir dans des conditions se rapprochant le plus possible de l'état normal, c'est-à-dire sur un animal immergé et placé dans sa position naturelle.

Dans le premier cas, la Pholade est couchée horizontalement et disposée de façon que son siphon puisse glisser facilement sans frottement sur le plan horizontal ou légèrement oblique qui le supporte. On peut se servir alors avec avantage d'une assiette plate de porcelaine, à bords larges au fond de laquelle se trouve un peu d'eau de mer. L'extrémité libre du siphon est ensuite reliée par une très fine tige de verre filé à un myographe de Marey à inscription directe. Il suffit pour obtenir un graphique, lorsque le siphon est bien étendu, de faire tomber sur un point quelconque de la surface, et de la plus faible hauteur que l'on pourra, une goutte d'une solution sapide. Ce procédé est particulièrement commode pour rechercher s'il existe des points plus sensibles les uns que les autres aus excitations gustatives et s'il y a, comme dans la langue, une spécialisation particulière, suivant les régions.

Le second dispositif repose sur l'emploi du myographe à transmission : il est d'ailleurs d'une grande simplicité comme le montre la figure 14.

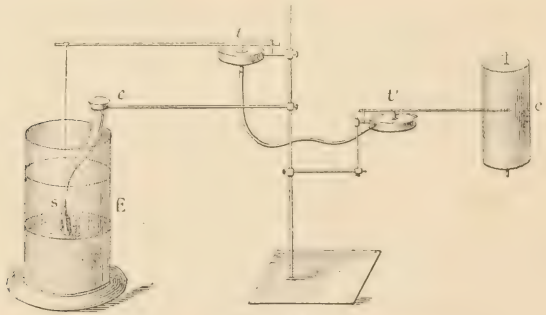


Fig. 14

La Pholade *S* est fixée dans un vase cylindrique *E* rempli d'argile dans sa partie inférieure, et renfermant une quantité d'eau

de mer assez grande pour que l'extrémité du siphon ne dépasse pas, dans son plus grand degré d'extension, la surface de l'eau. L'extrémité de celui-ci est reliée par une tige de verre filé au levier du tambour récepteur *T* lequel est mis en communication avec le tambour enregistreur *T'* portant un stylet qui permettra d'inscrire sur le cylindre *C* les moindres mouvements du siphon *S*. Un petit entonnoir *e*, dont l'ouverture effilée plonge dans l'eau, permet de conduire le liquide réactif jusqu'à l'ouverture du siphon, sans provoquer le moindre ébranlement à la surface.

Le liquide réactif doit être assez dense pour franchir dans le moins de temps possible, sans trop diffuser, l'espace qui sépare l'extrémité de l'entonnoir de l'orifice du siphon. Pour donner à la solution sapide la densité voulue, on peut se servir de gomme ou même de sucre de canne, comme le montre le tracé de la figure 15 obtenu au moyen du dispositif représenté figure 14 et de quelques gouttes de sirop de sucre qui n'ont fourni qu'une contraction primaire d'une amplitude négligeable.

Fig. 15

Ce n'est qu'exceptionnellement, avec des Pholades très sensibles, que l'on peut obtenir au moyen du sucre une contraction secondaire, d'ailleurs toujours très réduite, comme le montre la figure 16.

Quand la sensation d'une saveur sucrée provoque une double contraction, la première est toujours très prolongée, d'une petite amplitude, et la seconde ne survient en conséquence que tardivement. Cette dernière ne présente également qu'une petite amplitude et elle est de courte durée, le siphon reprenant vite sa

Fig. 16

longueur primitive. Mais, je le répète, on n'obtient ces faibles manifestations qu'avec des solutions saturées et il suffit, pour les expériences avec les excitants très actifs, de donner seulement à la solution une densité un peu supérieure à l'eau de mer. Dans ce cas, l'action du sucre est négligeable, ainsi que l'on peut s'en convaincre si l'on compare les tracés des figures 15 et 16 avec celui de la figure 17 obtenu en ajoutant une substance sapide très active au sirop de sucre.

Ce dernier tracé, il est vrai, a été pris avec le myographe à inscription directe armé d'un long stylet, tandis que les tracés 15 et 16 et tous ceus qui les suivent ont été recueillis avec le dispositif indiqué dans la figure 14, qui permet d'obtenir des courbes moins développées, mais aussi plus fidèles et plus comparables entre elles, le frottement du stylet sur le cylindre enregistreur n'étant plus communiqué à l'animal.

Le tracé de la figure 17 est néanmoins intéressant, parce qu'il montre très nettement la succession des contractions primaire et secondaire, et qu'il donne bien l'idée de l'importance des mouvements en question et de leur caractère, qui est toujours très franchement accentué.

Dans les expériences dont je vais parler maintenant, je me suis servi d'un liquide contenant du sucre, en quantité strictement nécessaire pour lui donner une densité un peu supérieure à celle de l'eau de mer, et des doses relativement faibles de substances sapides. Une à deus gouttes de ces solutions étaient en général suffisantes pour obtenir une courbe bien caractérisée.

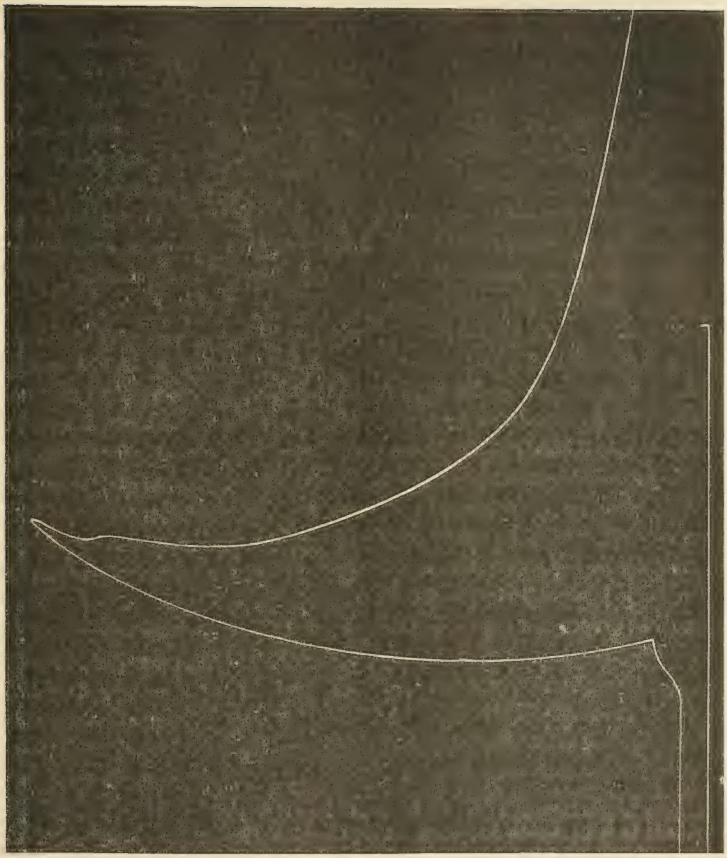


Fig. 17

Mes solutions sapides étaient composées de la façon suivante :

Solution sucrée et extrait de Quassia.			1 0/0
»	»	chlorhydrate de strychnine .	»
»	»	extrait de gentiane	»
»	»	carbonate de soude.	»

Solution	sucrée	d'ammoniaque	1 0/0
»	»	acide tartrique	»
»	»	» citrique	»
»	»	» acétique	»
»	»	sulfate de magnésie	Solution saturée
»	»	essence de girofles	»
»	»	chlorure de sodium	» (1)

SAVEURS AMÈRES

Quassia. — Dans certains cas, la contraction secondaire s'est montrée beaucoup plus brusque que dans le tracé de la figure 18 fourni sans doute par un animal fatigué. Le second type (*fig. 19*) est de beaucoup le plus fréquent, je le considère comme le type normal, des réactions produites par des saveurs amères.

La figure 20 montre un tracé obtenu avec l'extrait de gentiane et la figure 21 un tracé donné par le chlorhydrate de strychnine. Les différences portent principalement sur l'amplitude des courbes et sur la durée de la contraction primaire, mais on ne peut s'empêcher de reconnaître qu'elles présentent véritablement un air de famille quand on les considère dans leur ensemble.

SAVEURS ALCALINES

Ces sensations se traduisent par des courbes qui diffèrent notablement des précédentes. Elles sont principalement caractérisées

(1) *Remarque.* — Les expériences qui nous ont donné les courbes reproduites dans les figures qui vont suivre ont été faites avec des Pholades de même origine, placées dans les mêmes conditions. Souvent le même mollusque a servi à des expériences faites avec des substances différentes.

Nous ne faisons figurer ici que des graphiques qui n'ont pas été produits accidentellement, mais dont on a pu obtenir plusieurs exemplaires comparables. Lorsqu'il s'est présenté quelques variations, toujours peu importantes d'ailleurs, nous avons pris le type moyen. Les divisions qui figurent souvent au bas des courbes marquent la valeur du temps en secondes inscrites au moyen d'un métronome enregistreur. Elles permettent de se rendre exactement compte de la durée des différentes phases. Dans toutes ces expériences le cylindre enregistreur marchait avec la même vitesse, mais pas toujours dans le même sens : on retrouvera facilement, par ce qui a été dit antérieurement, la direction de sa marche.

par un allongement très léger et de très courte durée suivi d'une légère contraction secondaire, ainsi que le montre la figure 22 obte-

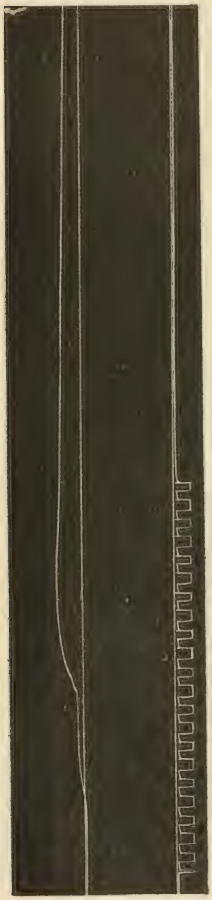


Fig. 18

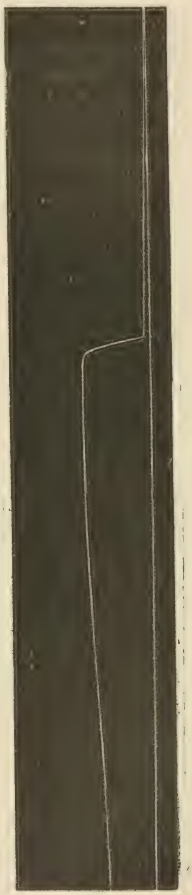


Fig. 19

nue avec le carbonate de potasse. Le même accident s'observe sur la courbe de la figure 23, provoquée par le carbonate d'ammoniaque.

SAVEURS SALÉES

Quoique les Pholades soient en rapport permanent avec de l'eau

Fig. 20

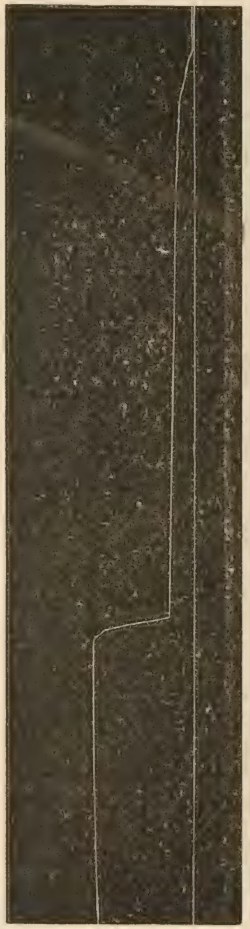


Fig. 21

de mer, laquelle est fortement salée, elles n'en sont pas moins capables de ressentir des impressions gustatives par leur contact

avec des solutions contenant une proportion de sel, supérieure à celle que contient leur milieu normal.

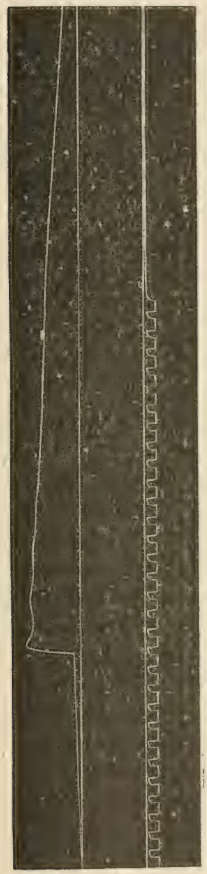


Fig. 22

Fig. 23

La courbe de la figure 24 a été, en effet, obtenue en introduisant dans le siphon de la Pholade quelques gouttes d'une solution

saturée de sel marin. La réaction produite par une substance salée offre beaucoup d'analogies avec celles que provoquent les substances alcalines, ainsi qu'on peut le voir en comparant les figures 24 aux figures 22 et 23. Toutefois, l'allongement qui suit la contraction secondaire dure moins longtemps.

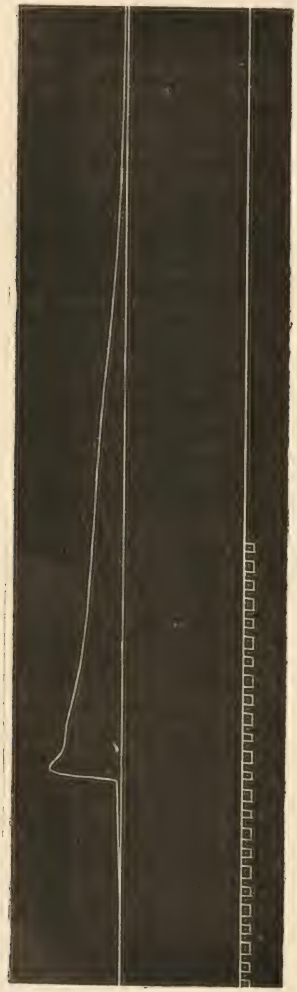


Fig. 24

SAVEURS ACIDES

Les substances à saveur acide produisent sur le système avertisseur un effet tout à fait caractéristique et dont j'ai déjà parlé à propos du mécanisme intime de l'allongement du siphon (*deusième partie, chap. I*) comparé au thélotisme chez la femme.

Les éléments contractiles circulaires sont excités exclusivement et cette réaction est des plus intéressantes à constater, car elle montre une élection qui prouve bien nettement que toutes les sensations gustatives ne se confondent pas. Ici, l'entrée en activité du système avertisseur ne se traduit pas par un raccourcissement primaire. C'est le contraire qui se produit, c'est-à-dire

un allongement et le tracé du mouvement du système avertisseur se développe alors au-dessous de la ligne du zéro, comme le mon-

Fig. 25

Fig. 26

trent les deus tracés des figures 25 et 26, obtenus avec des solutions très diluées d'acide acétique et d'acide tartrique.

Naturellement cet allongement ne peut s'inscrire que lorsque le bout du siphon est relié au myographe par une tige rigide; en effet, si l'on se sert d'un fil flexible, le caractère dont je viens de parler ne s'inscrit pas comme le montre la figure 27 obtenue avec l'acide citrique.

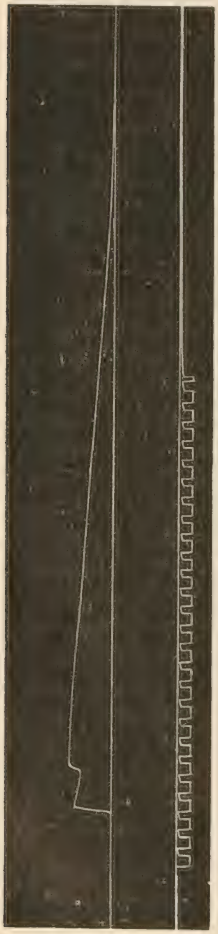


Fig. 27

On peut d'ailleurs reconnaître *de visu* le mécanisme de cet allongement en déposant une goutte de solution acide sur un point de la surface extérieure du siphon. Il se produit en ce point une dépression qui s'étent de proche en proche, mais d'une manière particulière. C'est suivant le sens transversal que se propage cette dépression résultant manifestement d'une contraction des fibres circulaires.

En se contractant, ces fibres produisent un véritable étranglement analogue au resserement d'un sphincter, et le bout du siphon est projeté en avant, comme celui du mamelon, par une excitation directe des fibres lisses de l'auréole, chez la femme.

En revanche, si l'allongement du système avertisseur fait défaut dans la figure 27, on remarquera un autre caractère des mouvements sensoriels provoqués par les substances acides et qui existe bien dans les figures 25 et 26, mais à un degré moins prononcé, je veus parler du dédoublement de la contraction secondaire. Il se peut, mais je n'ose l'affirmer, que la contraction qui suit celle des grands muscles latéraus soit due aus segments musculaires avertis-

seurs longitudinaus, comme cela se passe quand on excite primitivement les masses centrales des parois du siphon par l'électricité. Cette interprétation sera plus acceptable encore si l'on compare les tracés des figures 4 et 5 à celui de la figure 27. Dans le cas qui nous occupe il y aurait donc, sous l'influence d'un excitant gustatif acide, trois sortes de mouvements sensoriels apparaissant dans l'ordre suivant : 1° *contraction des fibres circulaires de l'avertisseur ou contraction primaire ;* 2° *contraction des muscles centraus ou contraction secondaire* 3° *contraction des fibres longitudinales de l'avertisseur, provoquée par l'ébranlement du siphon ou par induction.* Dans certains cas cependant, il se produit très manifestement deus contractions secondaires successives, c'est-à-dire deus mouvements consécutifs des muscles longitudinaus centraus.

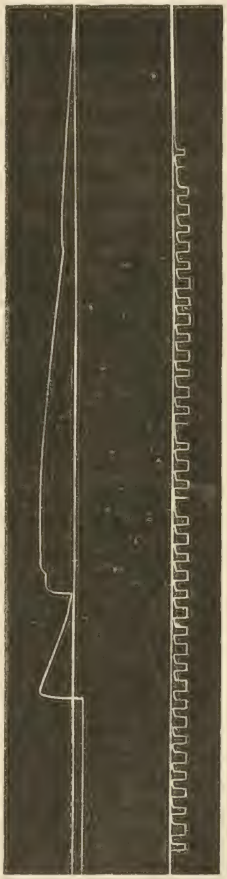


Fig. 28

Le tracé de la figure 28 nous en fournit un bel exemple : le mouvement sensoriel a été produit ici par l'essence de girofles.

Il est intéressant de constater que la première contraction ne ressemble pas à la seconde. Peut-être s'agit-il d'une contraction réflexe suivie d'un mouvement de retrait volontaire exécuté par le siphon, comme pour éviter un contact désagréable. On ne peut s'empêcher d'être frappé de la ressemblance de la deusième con-

traction secondaire avec celle que détermine l'excitation galvanique des muscles centraus (*v. fig. 4*) : on serait tenté de lui donner le nom de « contraction induite ». Pour expliquer rigoureusement ce résultat, il serait nécessaire de compléter nos expériences en détruisant sur une Pholade, tantôt les centres réflexes, tantôt les points qui doivent être le siège de la volonté.

De nouvelles expériences sont d'autant plus nécessaires que ce phénomène peut encore recevoir une autre interprétation.

On observe souvent aussi des contractions secondaires successives avec d'autres substances que l'essence de girofles, avec les réactifs acides ou alcalins, surtout lorsqu'ils ne sont pas très dilués et cela, non seulement en opérant sur des Pholades entières mais encore sur le siphon séparé du corps de l'animal. On ne peut guère expliquer ce résultat singulier qu'en admettant que le liquide excitateur, après avoir impressionné le système avertisseur, pénètre plus profondément dans la paroi du siphon et va agir comme un simple excitant musculaire sur les couches qu'il rencontre successivement en se diffusant.

Distribution de la sensibilité gustative.

Je me suis proposé de rechercher également si quelque point du corps était particulièrement affecté aus sensations gustatives et j'ai été très surpris de constater que les grands tentacules placés près de l'orifice buccal ne sont que peu ou même pas du tout impressionnés par les substances sapides.

Au contraire, l'animal réagit de la façon que j'ai décrite dans ce chapitre toutes les fois que celles-ci sont mises en contact avec un point quelconque de la face interne ou externe du siphon. La sensibilité gustative est surtout marquée dans les parois du siphon. Elle est très amoindrie pourtant au niveau des cordons et des triangles de Poli, qui sont surtout des organes de sécrétion et elle est nulle dans les autres points du corps.

Les circonstances ne m'ont pas permis de préciser davantage tout ce qui a trait à la durée de la période latente, à l'amplitude, à la forme et à la durée des contractions sensorielles, provoquées

par les différents excitants du goût et aus causes modificatrices telles que la fatigue, la température, etc. Mais il n'est pas douteus que l'on puisse pousser l'analyse des phénomènes gustatifs par la méthode graphique aussi loin que celle des sensations dermatoptiques qui vont nous occuper dans le chapitre suivant.

V. — *De la fonction dermatoptique (1).*

§ 1

La lumière est un phénomène subjectif. Sa cause externe consiste dans le mouvement d'un fluide dont les ondulations se mesurent en millionièmes de millimètres et dont la durée s'évalue en billionièmes de secondes.

Comment ces infimes ondulations de l'éther peuvent-elles agir sur nos centres nerveus ? un intermédiaire, un interprète pourrait-on dire, collecteur spécial des vibrations externes est nécessaire : c'est l'organe du sens de la vision : sa délicatesse doit être exquise, puisqu'il vibre sous l'influence de mouvements d'une extrême exiguité. Très compliqué chez les animaus supérieurs, ce transformateur des vibrations éthérées prent parfois une structure très simple chez les espèces qui occupent les degrés inférieurs de l'échelle zoologique. Chez certains êtres, l'œil n'est plus représenté que par une tache noirâtre, qui se distingue à peine du tégument, mais cette « *tache pigmentaire* » dernier vestige de l'œil, correspont à la partie sensible de notre rétine.

Ce qui dégénère surtout, chez l'invertébré, ce sont les parties accessoires comme celles qui, dans l'œil humain, concourent à l'accommodation et à la formation des images nettes sur l'écran sensible.

Aussi, comme l'ont admis Lamarck, Tréviranus, Müller, Grenacher, Sidney, Hickson, Carrère, Forel et plus récemment Plateau (2),

(1) Les principaux résultats de cette partie de notre étude ont été consignés dans un article paru le 15 avril 1890 dans la *Revue générale des sciences pures et appliquées* (1re année, n° 7, p. 198 et suivantes), Paris.

(2) Plateau : *Erreurs commises par les guêpes et résultant de leur vision confuse* : Le Naturaliste, 12me année, 2me série, 15 août 1890, p. 188.

l'observation directe montre-t-elle que chez beaucoup de ces animaus la vision reste confuse au point qu'une guêpe peut se ruer sur la tête d'un clou croyant frapper une mouche de son aiguillon. Il convient d'ajouter toutefois que dans un récent et remarquable travail, Exner, de Vienne, (1) s'est attaché à démontrer que des images nettes pouvaient se former jusque sur les bâtonnets des yeus des articulés. En tous cas, il semble que la vision distincte ne puisse s'opérer qu'à une très courte distance. Dans un autre travail paru presqu'à la même époque V. Villem (2), a cru devoir conclure de ses expériences que les pulmonés terrestres ne distinguent la forme des objets d'une manière passable qu'à une distance de 1 à 2 millimètres et que les pulmonés aquatiques n'ont de vision distincte à aucune distance. Chez certains mollusques marins, tels que la Patelle, il n'y a plus aucune pièce capable de donner lieu à la formation d'images nettes dans l'organe visuel qui ne peut manifestement être le siège que de phénomènes de vision confuse.

Mais les propriétés fondamentales persistent alors même que déjà l'organe oculaire a subi de profondes dégradations.

Paul Bert a le premier démontré que certains crustacés (les Daphnies) savaient apprécier les différences d'éclairage et distinguer les couleurs (3). Les Daphnies ne constituent pas une exception. Nos propres expériences sur le pyrophorus noctilucus (4), celles de Forel (5), de Lubbock (6), de Graber (7), d'Exner ne laissent aucun doute sur l'existence d'un sens chromatique chez les invertébrés.

(1) Sigm. Exner : *Die physiologie der facettirten Augen von Krebsen and Insecten ;* Liepzig und Vien., 1891.

(2) V. Willem : *La vision chez les Gastéropodes pulmonés ;* C. R. 26 janvier 1891.

(3) Paul Bert : *Arch. de phys.* T. II, p. 553, 554. 1869.

(4) R. Dubois : *Les Elatérides lumineux :* bull. soc. zool. France, T. XI, et thèses de la Faculté des Sciences de Paris, p. 206, 1886.

(5) A. Forel: *Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes* Rec. zool. Suisse, Genève-Bâle, T. IV nos 1, 2, 3, 4, 1886, 87, 88.

(6) Lubbock : *Fourmis, abeilles et guêpes* bib. intern. T. XLV, p. 155, 1883.

(7) Graber : *Fondamentale Versuche über die Hellikeits und Farben empfindlichkeit augenloser und geblendeter Thiere.* Sitz. d. Keiserl. ac. d. Wis. LXXXVII, 4me et 5me abt., math. nat. 1883, p. 201, Wien.

Bien plus, on a constaté chez beaucoup d'invertébrés dépourvus d'yeus une véritable sensibilité à la lumière : chez des protozoaires (Hœckel, Engelmann (1), des cœlentérés, (*Marshall, Rapp, Bronn, Jourdan, Loeb, Sars*), des bryozoaires (*Graber*), des vers (*Hoffmeister, Darwin, Graber, Loeb.*) des Arthropodes (*Murray, Weismann, Pouchet, Plateau, Forel, Graber, Loeb.*), des mollusques (*Lacaze-Duthiers, Ryder, Patten, Willem*) (2).

Des observations analogues ont été faites sur des vertébrés (grenouilles, caméléons, tritons) et ont conduit à penser que la peau est impressionnable par la lumière. Mais aucune preuve expérimentale n'a été fournie à ce sujet par les auteurs que nous avons cités et nous nous croyons en droit d'affirmer qu'*ils n'ont pu faire au sujet du siège de la sensibilité dont ils avaient constaté l'existence que de pures hypothèses.*

Nos recherches sur les Protées (3) et surtout sur le Pholas dactylus (4) mettent hors de conteste l'existence d'une fonction particulière du tégument que nous appellerons *fonction dermatoptique.*

D'ailleurs, n'était-il pas théoriquement vraisemblable que la peau pût jouir parfois de propriétés analogues à celles de notre œil ? L'embryologie ne nous fait-elle pas connaître *ab ovo* l'évo-

(1) *Remarque.* Engelmann a surtout étudié l'action de la lumière sur l'*Euglena viridis*, qu'il considérait à tort comme un animal, et sur le *Paramœcium bursaria.* Chez ce dernier, d'après Engelmann, l'influence exercée par la lumière n'est pas *sensorielle* : elle est due à des modifications de la nutrition générale. On peut en dire autant de l'action de l'éclairage sur l'*hydre verte*, signalée depuis longtemps par Tremblay et, d'une manière générale, sur tous les animaus renfermant des algues chlorophylliennes symbiotiques. Il est probable qu'il en est de même d'ailleurs dans plusieurs autres cas de sensibilité à la lumière signalés par des observateurs qui n'en ont recherché ni la cause, ni le mécanisme.

(2) Nous renvoyons pour l'indication des travaus des auteurs que nous venons de citer à la notice bibliographique que vient de publier M. V. Willem sur les perceptions dermatoptiques. (*Bull. sc. de la France et de la Belgique*, 18 mars 1891.) Nous exprimons en même temps ici le regret que l'auteur de ce travail se soit cru autorisé à formuler des critiques théoriques à propos de nos recherches expérimentales sans s'être plus profondément pénétré de leur signification.

(3) R. Dubois : *Sur la perception des radiations lumineuses par la peau chez les Protées aveugles des grottes de la Carniole* : C. R., 17 février, 1890 et recherches inédites sur le même sujet.

(4) R. Dubois : *Mensuration par la méthode graphique, des impressions lumineuses produites sur certains mollusques lamellibranches par des sources d'intensités différentes.* (Bull. soc. biol. 2 nov. 1888.)

lution de cet organe et ne nous montre-t-elle pas que notre rétine n'est qu'un retour, vers l'extérieur, d'une partie de l'épiderme englobé par l'embryon pour former le système nerveux ?

C'est de l'épiderme que nous vient toute sensibilité et cela se conçoit, car ce sont les parties les plus extérieures qui, les premières, doivent acquérir la propriété de réagir sous l'influence des excitants du milieu ambiant.

En définitive, l'œil réduit à ce qu'il a de plus fondamental, doit donc présenter chez le vertébré, comme chez l'invertébré, de grandes analogies avec le tégument : dès lors on peut supposer que le nécessaire de la vision, c'est-à-dire la sensation de clarté et de couleur, si merveilleuse qu'elle soit, peut être plus simple qu'on ne le croit généralement.

§. 2.

On comprendra maintenant, l'importance considérable que l'on doit attacher à l'étude d'un organe tel que l'œil réduit à son état primitif, originel, tégumentaire, chez un animal adulte, non seulement capable de voir par la peau, mais encore *susceptible d'écrire lui-même ses impressions lumineuses ou chromatiques.*

Cette bête, singulièrement précieuse pour une étude expérimentale rigoureuse des sensations optiques chez les invertébrés, est précisément la Pholade dactyle, ainsi que l'on en pourra juger par les résultats qu'elle nous a fournis sur ce sujet absolument nouveau.

Ce n'est pas seulement par le tact, la gustation ou l'olfaction étudiés précédemment, que cet inoffensif animal peut être averti du danger ou renseigné sur les phénomènes extérieurs qui l'intéressent. Il voit, imparfaitement, il est vrai, mais il voit par toute la surface libre du manteau et particulièrement du siphon, seule partie de l'animal qui puisse sortir de sa prison pour veiller sur ce qui se passe au dehors.

Si l'on place des Pholades arrachées de leur demeure, dans un grand vase rempli d'eau de mer, on ne tarde pas à les voir allonger considérablement leur siphon.

Elles restent ainsi, pendant de longues heures paresseusement étendues, aspirant et rejetant l'eau qui sert à la respiration et à la nutrition et leur attitude est la même pendant le jour et pendant la nuit, à la lumière comme à l'obscurité. Mais, vient-on à modifier subitement les conditions d'éclairage, aussitôt le siphon se contracte brusquement, comme si l'on touchait les organes tactiles, dont j'ai antérieurement parlé.

Il suffit de peu de chose, un mouvement rapide de la main interceptant pendant un court instant la lumière incidente, un nuage de fumée qui passe, une allumette éclatant dans l'obscurité, l'accroissement subit d'éclairage produit par le jeu d'un miroir ou d'une lentille, sont autant de causes suffisantes pour exciter cette contraction.

La sensibilité à la lumière n'est pas répandue seulement à la surface du siphon, mais encore sur toutes les parties du manteau qui ne sont pas recouvertes par la coquille. On la constate même sur la paroi interne du siphon, mais elle est surtout marquée dans les points les plus fortement colorés en brun par le pigment, comme le bout qui porte les tentacules.

On peut facilement construire un *explorateur de la sensibilité dermatoptique* très pratique pour ce genre de recherches, en se servant d'un des petits photophores électriques que l'on emploie fréquemment aujourd'hui en médecine.

Le photophore est enfermé dans un tube noirci muni d'une lentille plan-convexe, ou mieus d'une lentille plan-cylindrique et d'un petit diaphragme. On peut ainsi obtenir un fin pinceau de rayons parallèles que l'on promène à la surface de l'animal placé dans l'eau, à l'obscurité.

Dans toutes les régions excitables par la lumière, on ne rencontre, comme nous l'avons vu (*chap. III, 1re partie*), aucun point assez différencié pour être comparé à l'œil d'un pecten, par exemple, et il est bien certain que c'est à tort que l'on avait autrefois signalé la présence d'organes oculaires à la base des tentacules.

Les papilles sont les seules parties que l'on pourrait, à la rigueur, considérer comme des yeus très rudimentaires, mais

outre qu'elles présentent, ainsi que le démontrent les photogravures annexées à ce travail, la plus grande analogie avec le reste du tégument sous le rapport de leur texture, on peut mettre en évidence, au moyen de notre photophore, la sensibilité à la lumière dans des points où elles font défaut, soit par exemple, dans les parties du manteau qui entourent le pied, soit à la face interne de la paroi des siphons (1).

L'obliquité des papilles du siphon et leur étalement peut servir à augmenter la surface de l'écran sensible ou encore à recevoir des radiations dont l'incidence serait parallèle au grand axe du siphon, ce qui peut être particulièrement avantageus pour la Pholade en raison de son habitat.

La peau représente donc ici l'écran sensible, la rétine de notre œil, mais il ne pourra se former à sa surface aucune image nette, et la lumière réfléchie par les corps opaques ne sera pas concentrée par le merveilleus appareil optico-physiologique qui donne à notre vue sa grande perfection. Aussi, la Pholade, est-elle susceptible d'être surprise par un ennemi qu'elle ne peut voir, dans des conditions que nous allons examiner.

Si l'on place un de nos mollusques bien sensible dans une cuvette de verre, à fond plat, suspendue au-dessus d'un papier noir, dans un endroit bien éclairé, on provoquera une contraction toutes les fois qu'entre la source lumineuse et l'animal on fera passer un corps quelconque, par exemple un pain à cacheter tenu au bout d'une aiguille. Mais la Pholade restera indifférente si l'on promène le même petit signal, fût-il blanc et bien éclairé, entre le fond noir et la face inférieure non éclairée du mollusque.

On observe le même phénomène dans certaines altérations des milieus réfringents de notre œil : le malade peut distinguer encore ses doigts quand il les interpose entre l'œil et la lumière d'une fenêtre, alors qu'il ne peut en saisir ni les contours, ni les mouvements dans tout autre condition.

(1) Pour faire cette dernière expérience, on coupe obliquement en bec de flûte allongé le siphon d'une Pholade robuste et de forte taille et on le place dans l'eau de mer. Malgré cette blessure, elle ne tarde pas à étendre son siphon, et la partie mise à nu de la paroi interne peut être facilement frappée directement à l'exclusion des autres points avec le faisceau lumineus qui s'échappe du photophore.

Pourtant la sensibilité dermatoptique est considérable, car il suffit, avec un éclairage direct, d'une faible modification de l'intensité pour obtenir un effet très net.

Nous avons dit plus haut que le passage d'un simple nuage de fumée de tabac pouvait provoquer une contraction. Il en sera de même lorsque l'on interposera un verre dépoli, même très clair, entre une Pholade et la lumière du jour pénétrant par une fenêtre. Inversement, si après avoir laissé l'animal étendre son siphon derrière la glace, on enlève celle-ci brusquement, il se produit un mouvement de rétraction.

C'est bien la lumière, dans ces diverses expériences, qui est le véritable excitant, car on ne peut admettre que le passage d'un pain à cacheter ou d'un verre dépoli au-dessus d'un animal plongé dans l'eau de mer et éclairé par la lumière diffuse du jour modifie assez son état thermique pour provoquer de semblables effets.

D'ailleurs, si dans l'obscurité on approche de la surface de l'eau un ballon de verre enduit de noir de fumée et rempli d'eau bouillante, aucun mouvement ne se produit, tandis que la lueur d'une allumette, à un mètre de distance, fait éclater la contraction. De plus, nous verrons bientôt que les radiations infra-rouges et ultra-violettes du spectre solaire et du spectre électrique sont sans action sur la sensibilité de la peau de la Pholade.

Analysons maintenant les phénomènes extérieurs par lesquels la Pholade nous révèle la sensation lumineuse qu'elle a ressentie.

Nous avons vu qu'à l'aide d'un excitant mécanique, la pointe d'un stylet, par exemple, ou d'un excitant gustatif ou olfactif, on pouvait provoquer deus sortes de contractions bien distinctes, l'une par excitation directe des segments contractiles sous-épithéliaus, l'autre par un mouvement réflexe des grands muscles longitudinaus.

Nous obtiendrons les mêmes résultats en substituant au stylet le pinceau lumineus de notre photophore.

Si le siphon est éclairé d'un côté seulement, la contraction superficielle qui se produira dans le point où frappe la lumière, le fera

incurver lentement vers le foyer lumineus et l'on provoquera ainsi un véritable *héliotropisme animal.*

A ce moment, si l'on rapproche brusquement le foyer lumineus, aussitôt le siphon se redressera tout entier en se raccourcissant, par une brusque contraction totale.

L'étude approfondie de la structure du siphon et les observations physiologiques que nous connaissons, nous permettent de comprendre dès maintenant pourquoi nous avons vu se produire deus sortes de contractions distinctes, l'une qui peut être localisée et l'autre qui est caractérisée par un mouvement d'ensemble du siphon.

Lorsque la lumière exerce son action sur les éléments épithéliaus pigmentés, elle y détermine des modifications qui ont pour effet de provoquer la contraction des fibres contractiles avec lesquelles ils se continuent. Les éléments nerveus de la couche neuro-conjonctive sont ébranlés. Cet ébranlement nerveus est communiqué aus ganglions situés à la base du siphon ; de ceus-ci part l'excitation réflexe qui met en mouvement les grands muscles longitudinaus.

En somme, les choses se passent comme si l'on touchait, si l'on excitait mécaniquement l'épiderme. L'excitation mécanique est remplacée par l'influence lumineuse, qui peut également faire jouer l'*amorce*, c'est-à-dire la cellule épithéliale. Celle-ci provoque à son tour, par une action spéciale, que nous rechercherons ultérieurement, s'exerçant sur la fibre musculaire, qui la continue, l'explosion du potentiel accumulé pendant le repos. La fibre musculaire ébranle à son tour le système nerveus.

Ce mécanisme est bien différent de celui que l'on a admis jusqu'à présent pour expliquer les sensations lumineuses puisque, dans ma théorie, le système nerveus n'est influencé que très *secondairement* et *mécaniquement*. En d'autres termes, *c'est l'irritabilité de la fibre contractile qui est mise en jeu avant la neurilité de la terminaison nerveuse périphérique. La vision dermatoptique se produit donc ici par un véritable phénomène tactile se passant dans l'intérieur du tégument.*

Dans cette comparaison de la sensation lumineuse avec un phénomène tactile rien ne peut choquer nos idées, puisque l'on

sait qu'il suffit d'exercer sur notre œil une légère pression pour provoquer un phosphène brillant, dans l'obscurité la plus complète (1).

Sous ce rapport encore, la peau de la Pholade peut se comparer à notre rétine, aussi ai-je cru pouvoir donner à ses couches superficielles le nom de *rétine dermatoptique*, bien qu'elles puissent être le siège de sensations différentes se produisant par un mécanisme de même nature.

Nous admettrons également, quand il s'agira de la vision, que la peau renferme des *éléments dermatoptiques* composés des trois segments : épithélial, musculaire et neural, les deus premiers formant le système avertisseur.

§. 3.

Analyse physiologique expérimentale.

L'analyse physiologique va nous permettre maintenant d'appuyer sur de nombreuses preuves expérimentales notre nouvelle théorie du mécanisme de la vision. Mais, avant de produire les documents graphiques fournis par l'animal écrivant lui-même ses propres impressions visuelles, voyons comment il convient de disposer l'expérience.

La Pholade, en expérience, est fixée sur une planchette par son extrémité inférieure, le support est immergé avec l'animal dans une cuvette pleine d'eau de mer et à faces parallèles, de manière que

(1) Non seulement on peut obtenir ainsi des phosphènes circonscrits, en pressant légèrement le globe oculaire avec le doigt ou avec un corps quelconque, mais ces sensations entoptiques particulières peuvent être excitées simplement par la contraction des muscles moteurs de l'œil ou des muscles de l'accommodation, lorsque l'on fait un effort pour distinguer un point très faiblement éclairé dans l'obscurité. D'autre part, divers faits d'observation me portent à penser que le scintillement d'un point lumineus que l'on fixe dans une obscurité relative, comme une étoile, peut être le résultat de contractions successives comme celles d'un tétanos provoqué par une excitation continue, mais très faible. On verra, par la suite de ce travail, que cette explication n'est pas en désaccord avec certains phénomènes récemment constatés dans la rétine des animaus vertébrés.

l'extrémité du siphon soit dirigée perpendiculairement à la surface du liquide.

L'extrémité libre du siphon est reliée au levier d'un tambour de Marey (*T. fig. 29*) qui transmettra à un tambour enregistreur semblable les moindres mouvements de cet organe. Ce second tambour (*S*) est muni d'un stylet qui inscrit tous les mouvements transmis par le tambour récepteur sur un cylindre (*cq*) revêtu d'un papier enduit de noir de fumée. La cuve de verre renfermant l'animal est enfermée dans une chambre noire (*B*), percée seulement d'une fenêtre antérieure et d'un petit orifice supérieur (*o*) pour laisser passer le fil (*f*) réunissant le bout du siphon au stylet du tambour récepteur (*T*). La fixation du fil au bout du siphon se fait avec une épingle de laiton recourbée ou avec un hameçon assez gros pour éviter les déchirures du tissu, qui provoqueraient des contractions permanentes de l'organe.

L'appareil doit être placé sur une lourde table ou mieus, comme nous l'avons fait, sur une console de pierre fixée dans le mur pour éviter tous les ébranlements. Pour cette même raison, les parois de la boîte doivent être en bois lourd et épais. Elle ne doit pas être garnie d'un fond et la cuve repose sur la console directement.

La petite fenêtre s'ouvre juste en face du siphon, dont on veut explorer la sensibilité à la lumière : Elle peut être fermée par une vitre quand on opère avec l'aide de la chaleur, comme nous le verrons plus loin et, dans ce cas, on fait plonger dans l'eau de la cuve un thermomètre régulateur, dont la tige sort par un petit orifice percé dans le plancher supérieur. Cette fenêtre peut également recevoir dans une glissière des verres de couleur ou des cuves plates renfermant des solutions colorées ou athermanes, des prismes, etc...

Obturateur. — La fenêtre peut en outre être ouverte ou fermée, pendant un temps plus ou moins long au moyen d'un obturateur. Celui-ci se compose d'une plaque de cuivre fixe percée d'un orifice de même dimension que la fenêtre. En avant de cet orifice, peuvent se mouvoir l'un vers l'autre deus volets mobiles glissant à frottement et parfaitement appliqués sur la plaque de cuivre. Les deus

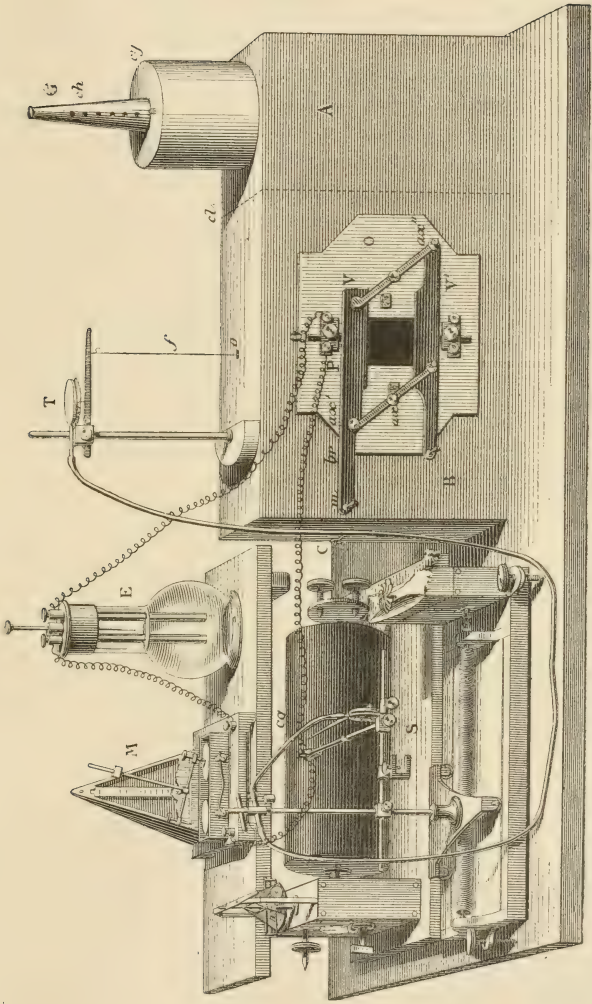


Fig. 29

valves peuvent s'écarter l'une de l'autre ou se rapprocher en actionnant la manette (*m*) placée à l'extrêmité de la grande branche (*br.*) Ces valves sont entraînées par le mouvement de rotation autour de leurs axes (*ax*) des travées parallèles, qui les réunissent. On peut faire mouvoir à volonté, l'une quelconque de ces valves, l'autre restant fixe. Il suffit pour cela de dévisser l'axe *ax* d'une quantité suffisante pour qu'il ne pénètre plus dans la plaque fixe. Celle-ci porte différents orifices dans lesquels on peut fixer les boutons *ax'*, *ax''*, qui immobilisent alors le volet qui les porte. Lorsque *ax'* est ainsi fixé dans une position déterminée, c'est le volet *v'* qui s'écarte ou se rapproche de *v* et réciproquement. On peut, par cette disposition, éclairer à volonté soit la partie inférieure, soit la partie supérieure ou moyene du siphon placée devant l'orifice. Les bords des valves *v* et *v'* tournés du côté de l'orifice, sont munis d'une raînure qui permet un emboîtement réciproque et une occlusion parfaite de l'orifice. Cette raînure est garnie d'une petite bande de drap noir destinée à amortir le choc et à compléter l'occlusion pendant le rapprochement des volets. (1)

(1) Je me suis servi également, avec grand avantage de l'ingénieus obturateur photographique, imaginé par M. Chavanon, de Lyon, après l'avoir fait modifier par son inventeur, de façon à ce qu'il puisse fermer le circuit du signal au moment précis où la lumière tombe sur le siphon. Le temps de pose peut être très court (80/100 de seconde) et mécaniquement réglé d'avance.

L'obturateur Chavanon appartient à la classe des obturateurs centraus, Il présente sur les appareils du même genre un perfectionnement important. On sait, en effet que, quelle que soit la rapidité du fonctionnement d'un obturateur, il existe toujours au début une période pendant laquelle l'image est graduellement démasquée, jusqu'au moment où elle est complètement formée ou éclairée; de même, à la fin, il existe une deusième période pendant laquelle l'image se trouve graduellement masquée. Ces deus périodes d'ouverture et de fermeture encadrent celle où la pose a lieu à pleine ouverture. Un obturateur idéal serait celui dans lequel les périodes d'état variable d'ouverture et de fermeture seraient nulles : c'est là une condition irréalisable pratiquement; mais, on peut s'en approcher plus ou moins en augmentant la durée du temps de pose à pleine ouverture.

D'après cela, un obturateur sera caractérisé par son rendement, c'est à dire par le rapport de la durée d'action réduite équivalente de l'obturateur idéal à la durée d'action totale effective de l'obturateur réel. Dans les obturateurs à guillotine (simple ou double) ou à disque tournant, le rendement atteint rarement 40/100; ces appareils font donc perdre une partie considérable du temps de pose. Dans l'obturateur de Chavanon, le rendement est d'environ 80/100; il est obtenu par un mécanisme spécial, basé sur les propriétés cinématiques de l'excentrique triangulaire. Il y a donc là d'excellentes dispositions pour déterminer exactement les conditions

Contact et signal électriques. — Au-dessus et au-dessous de l'orifice de la plaque fixe de mon obturateur se trouvent deus butoirs qui peuvent être déplacés le long d'une glissière (*G*). Ces pièces peuvent être fixées à demeure, de manière que leur bord supérieur vienne affleurer à l'une des divisions gravées sur le côté de la glissière. Le nombre des divisions visibles au-dessus de ce bord, indique exactement la hauteur de l'orifice limité par les deus bords des volets, au moment de leur écartement.

Ces pièces ont pour but : 1° de limiter la course des volets ; 2° de fermer un circuit électrique qui mettra en mouvement le signal de Després *(s d)* dès que le bord supérieur du volet touchera la pièce (*P*). Le bord de celle-ci porte deus boutons : l'un d'eus est muni d'un ressort en lame dont l'extrémité se rapproche ou s'écarte du second bouton au moment du contact avec le volet. Les fils en communication avec ces deus bornes de contact sont fixés par les boutons latéraux.

La partie moyenne de la pièce *P* et sa face postérieure sont en ébonite, de façon à isoler chacune des parties qui la composent et à amener la rupture du circuit dès que la valve s'abaisse (1).

Un *métronome* placé sur le trajet des fils, qui vont des bornes à un signal enregistreur de Després permet d'inscrire en quarts de seconde le temps qui s'écoule pendant l'ouverture de la fenêtre.

Les mouvements du siphon sont transmis par un fil ou une tige de verre filé (*f*) au stylet du tambour récepteur (*T*). Ces mouvements sont communiqués par un tube de caoutchouc au tambour

de l'expérience et opérer avec la plus grande précision, ce qui est précieus pour les éclairages de courte durée. D'autres détails de construction tels que, forme d'ouverture, réglage de vitesse, indicateur électrique du temps de pose, en font un véritable instrument de précision qui rendra de sérieus services aussi bien dans les travaus de l'amateur photographe que dans ceus du laboratoire de physiologie.

(1) Remarque. — Le circuit n'est fermé que lorsque le volet touche les bornes du contact ou butoir, mais la lumière pénètre en réalité avant que ce contact ait eu lieu. Cette cause de retard est compensée dans l'évaluation de la durée de l'excitation par le temps de rapprochement des valves, le contact étant rompu avant que les bords des volets soient réunis.

enregistreur (*S*) dont la plume inscrit à côté de la ligne des temps les courbes de contraction (1).

Sur le tube de caoutchouc se trouve une clarinette, qui est maintenue ouverte pendant le repos du siphon au moyen d'un poids (*p*) muni d'un crochet, et fermée en déplaçant le même poids au début de l'expérience.

Une petite cheminée en tôle (*ch*) munie d'un bec de gaz à régulateur, permet de donner à la chambre noire la température voulue.

Les expériences se font dans une pièce obscure où l'éclairage du siphon peut être fourni soit par le soleil au moyen d'un héliostat, soit par la lumière électrique, soit enfin par une lampe à gaz munie d'un régulateur. Cette lampe, dont l'intensité doit être réglée une fois pour toutes, peut glisser sur une longue planchette graduée placée devant la fenêtre. Ce dispositif est très avantageux pour la détermination de l'influence des excitations produites par des intensités lumineuses différentes.

§ 4

L'expérience étant ainsi disposée, la Pholade va pouvoir écrire elle-même les impressions qu'elle éprouve sous l'influence de l'excitation lumineuse. Bien plus, si ce que nous avons dit de l'autonomie du système avertisseur est exact, le siphon seul, détaché du corps de l'animal et, par conséquent, séparé des ganglions situés à la racine des canaus, pourra se contracter et inscrire cette contraction sur le cylindre de l'appareil enregistreur.

En effet, si après avoir laissé un siphon sectionné à la base reposer pendant un temps suffisant à l'obscurité, on l'excite par la lumière, il se contracte encore et l'on peut répéter l'expérience un grand nombre de fois pendant plusieurs jours consécutifs, quand on s'est placé dans des conditions favorables.

(1) Remarque. — La disposition figurée du tambour T, convient quand il s'agit d'enregistrer les mouvements très-énergiques d'une Pholade entière. S'il s'agit d'un siphon isolé, il est préférable de donner une position inverse, le fond du tambour devra être tourné du côté de la chambre noire.

Pour faire écrire ce lambeau de manteau détaché du corps de l'animal, il suffira de le fixer avec une épingle par son extrémité inférieure sur la planchette immergée dans la cuve à faces parallèles et d'accrocher avec un hameçon son extrémité libre au fil du tambour récepteur.

C'est ainsi qu'avec un éclairage d'une durée de deus secondes, fourni par une lampe de dis bougies, placée à 0,60 centimètres de l'obturateur, nous avons obtenu le tracé de la figure 30.

Fig. 30

Cette courbe montre que le raccourcissement du siphon isolé est le résultat d'une contraction unique, régulière, lente, progressive comme celles que l'on peut provoquer par une très légère excitation mécanique de la surface du siphon d'une Pholade entière.

Nous retrouvons ici tous les caractères de la contraction du système avertisseur, dont nous avons déjà parlé.

Il y a donc lieu d'admettre déjà que ce sont les mêmes éléments de ce système qui entrent en jeu, non plus ici sous l'influence du toucher, d'une vapeur odorante ou d'une substance sapide, mais d'un simple rayon de lumière.

Nous avons vu que dans le siphon coupé la contractibilité des grands muscles longitudinaus se conservait longtemps, puisqu'on pouvait la mettre en jeu par une excitation électrique, mais que leur contraction avait un caractère différent de la précédente. Ce n'est donc pas sur eus qu'agit la lumière dans le siphon coupé.

Mais si on fait agir la lumière sur le siphon d'une Pholade entière, c'est-à-dire relié aus centres ganglionnaires, on obtient des courbes présentant la plus grande analogie avec celles qui ont été fournies par les excitations tactiles et gustatives et dans lesquelles la contraction la plus lente se présente la première comme l'indiquent les deus tracés suivants.

Fig. 31

Nous avons vu précédemment (*v. p. 43*) comment on pouvait dissocier les deus contractions et montrer que l'excitation extérieure agissait directement sur le système avertisseur tandis que la seconde contraction, ou contraction secondaire, était de nature réflexe.

Fig. 32

Lorsque l'on excite alternativement par la lumière et par l'électricité un siphon de Pholade, l'excitabilité par ces deus agents ne disparaît pas simultanément par la fatigue. Quand l'excitation électrique est assez forte et assez prolongée on provoque assez rapidement la fatigue musculaire du siphon isolé; mais si la fatigue a été produite dans l'obscurité et qu'on fasse tomber sur ce siphon fatigué par l'électricité un rayon de lumière on obtient encore une contraction du système avertisseur.

Nous ne croyons pas nécessaire de reproduire à propos de l'action de la lumière toutes les preuves que nous avons données

pour établir l'indépendance de la contraction primaire et de la contraction secondaire et nous admettrons, comme pour les autres sensations, que la première est le résultat d'une excitation directe et la seconde la conséquence d'un acte réflexe résultant de l'excitation mécanique des terminaisons nerveuses périphériques par les mouvements du système avertisseur.

Il est donc bien établi que non seulement la Pholade voit sans yeus, mais qu'elle peut écrire ses impressions visuelles, comme elle écrit celle du tact et du goût. On est frappé en outre de l'analogie existant entre le mécanisme qui produit la contraction réflexe du siphon et celui qui préside à la contraction réflexe de l'iris quand un rayon lumineux vient frapper notre rétine.

Mais on peut encore pousser plus loin la comparaison, comme nous allons le faire maintenant, en recherchant jusqu'à quel point la sensibilité visuelle de la peau d'un mollusque peut se rapprocher de celle de notre rétine.

§ 5.

Influence de la fatigue sur la fonction dermatoptique

Avant d'entrer dans des recherches comparatives, qui nécessitent des évaluations numériques et la détermination des rapports existant entre l'intensité et la qualité de l'excitant d'une part et la nature de l'effet qu'il produit de l'autre, il importe d'examiner, avec plus d'attention que nous ne l'avons fait jusqu'ici, les modifications pouvant résulter de la fatigue dans le fonctionnement du siphon (1).

(1) Il n'est peut-être pas inutile de rappeler ici que l'on appèle *période latente* le temps qui s'écoule entre le moment où la lumière tombe sur la rétine dermatoptique et le début de la contraction qui est indiqué par celui de la courbe.

L'*amplitude* de la contraction se mesure par l'étendue de l'aire circonscrite par la courbe, d'une part et la ligne de zéro, de l'autre.

Le *maximum de l'amplitude* ou *amplitude maxima* correspond à la distance maximale de la courbe à la ligne de zéro.

La *rapidité de la contraction* est indiquée par l'inclinaison plus ou moins grande de la partie de la courbe comprise entre son point d'origine et son maximum.

Enfin la *durée du travail* est exprimée par la longueur de la courbe.

NOTA. — Dans toutes nos expériences sur l'action de la lumière la rotation du cylindre enregistreur a toujours été la même (un tour en 80 secondes).

Un déterminisme expérimental rigoureux peut permettre de connaître les influences perturbatives étrangères, d'élucider et de mesurer leur action et par cela même d'annihiler leurs effets ou de les corriger.

Toutefois, nous reconnaissons volontiers que la personnalité du mollusque n'en existera pas moins, mais par de nombreuses expériences nous avons appris qu'elle était limitée à la vigueur plus ou moins grande de ses réactions. D'un individu à l'autre la force déployée peut varier dans son intensité, mais non dans sa direction, sous l'influence d'un même excitant. En d'autres termes, le travail fourni dans des conditions identiques, par deus individus différents ne se distinguera pas par sa *qualité* mais seulement par sa *quantité*.

La grandeur des aires circonscrites par les courbes variera avec la taille, la vigueur personnelle de l'animal, la longueur du siphon, mais si ces courbes ont été obtenues avec le même excitant, sur deus individus normaus elles auront la même forme générale et sous ce rapport on peut dire que la personnalité de notre mollusque est très limitée; d'ailleurs, au point de vue expérimental, rien n'est moins capricieux qu'une huître.

Ce qui importe donc surtout dans une étude comparative du genre de celle que nous allons entreprendre, c'est de déterminer très exactement les modifications qui peuvent se produire chez un même individu au cours d'une expérience ou d'une série d'expériences.

Si l'on fatigue par des excitations répétées le siphon d'une Pholade entière, on voit s'allonger considérablement la durée de la contraction primaire en même temps que son amplitude diminue.

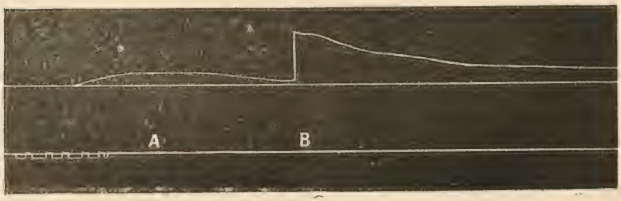


Fig. 33

La contraction secondaire n'apparaît plus que tardivement. Au contraire, lorsque l'animal n'est pas fatigué, cette contraction secondaire se montre très peu de temps après le début de la contraction primaire comme l'établit l'examen comparatif des figures 33 et 34.

Fig. 34

La fatigue produite par l'action répétée d'un même excitant fait naître des réactions analogues à celles que l'on obtient en diminuant considérablement l'intensité de l'excitation, soit par l'éloignement du foyer, soit par l'emploi de radiations peu excitantes (radiations rouges par exemple.) A un certain moment, la fatigue peut être poussée assez loin pour que, sur un animal entier, la contraction secondaire fasse complètement défaut, puis, si l'on continue l'excitation, c'est la contraction primaire qui disparaît à son tour et enfin l'animal tombe, au point de vue de l'excitation lumineuse, dans l'inertie complète, alors que l'on peut encore provoquer des contractions par l'excitation galvanique ou mécanique, comme je l'ai déjà indiqué.

On peut suivre facilement les progrès de l'influence de la fatigue sur un siphon très robuste, de forte taille, excité à des intervalles de temps très rapprochés et seulement suffisants pour lui permettre de reprendre sa longueur primitive.

Les tracés suivants ont été obtenus avec des excitations se succédant de cinq en cinq minutes, la lampe étant placée à une distance fixe de 30 centimètres.

Ces tracés donnent lieu aus remarques suivantes :

La première excitation est toujours suivie d'une contraction beaucoup plus forte que les suivantes. Il semble qu'une certaine quantité de matériaus de réserve, de potentiel accumulé, se dépense

brusquement au moment de la première contraction (ce fait est très constant), après quoi il s'établit un régime régulier.

De l'examen des nombreus graphiques obtenus dans ces conditions, on peut conclure que des excitations lumineuses de même intensité répétées à cinq minutes d'intervalle amènent après la première contraction, toujours plus forte que celles qui suivent, une augmentation de la durée de la période latente qui s'accroît suivant une progression arithmétique : $n+1, n+2, n+3, n+4$, etc.

La durée du travail, c'est-à-dire le temps pendant lequel se fait le raccourcissement du siphon et son allongement consécutif est toujours le même pour les contractions consécutives à la première, mais la valeur de ce travail mesuré par l'aire circonscrite par la courbe devient de plus en plus faible.

L'excitant restant le même, la pholade fatiguée travaillera aussi longtemps, mais fera, dans le même temps, un travail moindre que si elle était reposée.

La rapidité de la contraction, qui est très grande au moment de la première excitation, devient beaucoup moindre pour les suivantes, ainsi que l'indique l'inclinaison de la courbe dans le début des divers tracés. Mais le temps qui s'écoule depuis le début de la contraction jusqu'à son point maximal est à peu près constant pour les contractions consécutives à la première et varie, en général, de 9 à 11 secondes.

En même temps, on peut voir dans les tracés reproduits dans les figures 35, 36, 37, 38, 39, 40 que l'amplitude maximale tombe de 22 millim. à 10 millim. puis à 7 millim., 5 millim., 4 millim., 3 millim., et enfin à 0 millim. quand la fatigue est complète.

Bien que l'on puisse arriver, en se plaçant dans de bonnes conditions, à évaluer, ainsi qu'on vient de le voir, la part qui revient à la fatigue dans des expériences consécutives, les résultats perdraient néanmoins beaucoup de leur netteté par des corrections, et il est préférable de ne pas avoir recours à ce moyen. D'ailleurs, l'expérience nous a appris que l'animal entier, lorsqu'il est placé dans des conditions favorables, peut réparer complètement, si on lui accorde un repos suffisant, les pertes résultant du travail qu'on lui a fait accomplir.

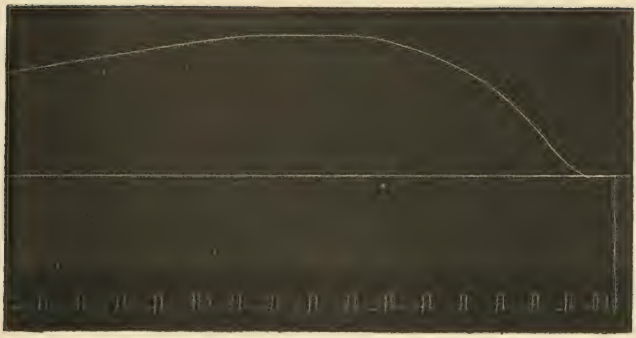


Fig. 35

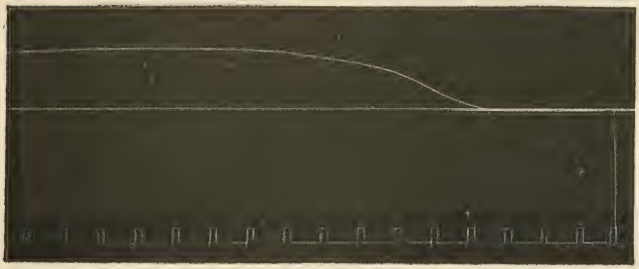


Fig. 36

Fig. 37

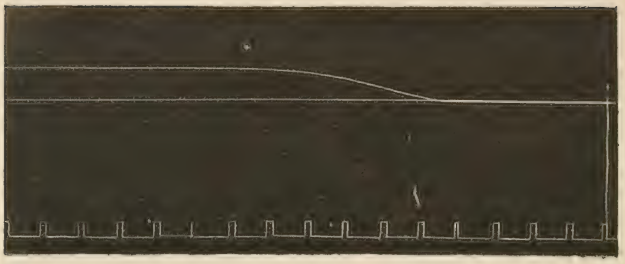


Fig. 38

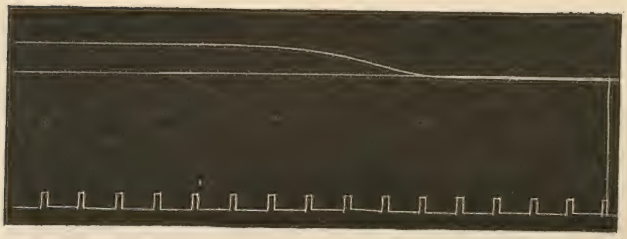


Fig. 39

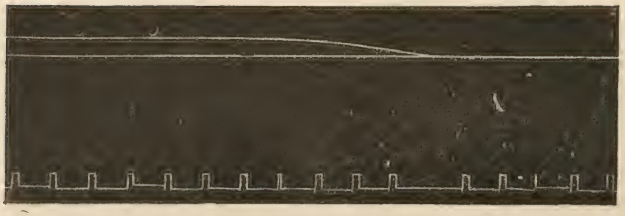


Fig. 40

Bien plus, le siphon lui-même, quoique séparé du reste du corps et privé par conséquent de circulation, trouvera dans sa propre substance les éléments d'une réparation suffisante pour qu'il soit possible, en espaçant assez les excitations, d'obtenir une série de résultats absolument comparables. Dans plusieurs circonstances, j'ai même pu constater que la réparation d'un siphon isolé se faisait plus facilement et que sa résistance à la fatigue était plus grande que quand cet organe était encore attaché à l'animal. Ce résultat paradoxal ne peut guère se comprendre qu'en admettant que le repos d'un siphon isolé, dans l'intervalle des excitations, est plus complet que celui d'un siphon relié au système nerveux central, ce qui est en opposition avec certains faits d'expérience, dont je parlerai à propos de la fonction photogénique.

Les tracés des figures 41 et 42 montrent bien nettement les effets de cette autoréparation et la curieuse résistance d'un siphon soilé.

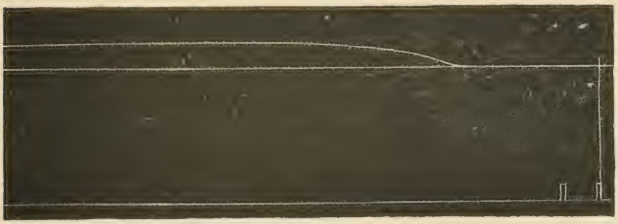


Fig. 41

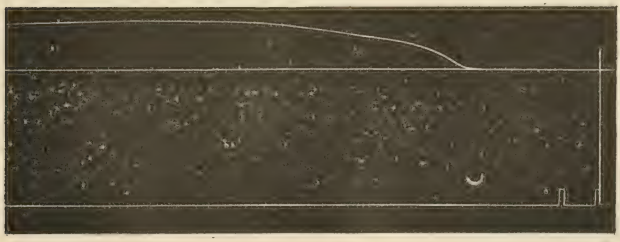


Fig. 42

La figure 41 représente le dernier graphique fourni par un siphon ayant servi pendant toute la journée à des expériences de fatigue. Après avoir laissé ce siphon reposer durant toute la nuit, on a pris le lendemain matin un tracé, la lampe étant placée, comme dans la précédente expérience, à 120 centimètres et la durée de l'excitation dans les deus cas étant de deus secondes.

Il est facile de reconnaître que l'amplitude de la seconde courbe est notablement plus considérable que celle de la première.

Excitation d'un siphon d'heure en heure. — Durée de l'excitation 2 secondes. — Lampe à gaz à 0,60 centimètres

HEURES	DURÉE en secondes du travail	AMPLITUDE maxima exprimée en millimètres	DISTANCE du début de la contraction à ce maximum en millimètres	PÉRIODE LATENTE exprimée en millimètres comptée depuis la fin de l'excitation	PÉRIODE LATENTE exprimée en millimètres depuis le début de l'excitation
1	41	15	36	5	12
2	40	13	34	4.5	10
3	41	12	31	4	9.5
4	39	10	42	6	—
5	39	11	35	5	12
6	45	12	41	4	11.5
7	37	9	32	6	13
8	40	10	36	6	13
9	40	10	31	5	12
10	37	8	31	7	14
11	40	7	32	8	14
12	36	7	37	10	16
Le même siphon le lendemain					
1	46	17	55	10	16
2	53	9	75	10	17
3	51	10	45	10	18

L'influence du repos l'a donc emporté, et de beaucoup, sur la diminution de vitalité que doit fatalement entraîner la mutilation nécessaire pour séparer le siphon de la Pholade.

L'expérience a montré, à la suite de nombreus essais, que si les

Pholades sont en bon état, la température convenable et l'eau de mer fraîche, un repos d'une heure est très suffisant pour obtenir des résultats comparables. Si les essais consécutifs sont peu nombreus un intervalle d'un quart d'heure peut suffire, mais c'est là un minimum.

Les tracés suivants, recueillis d'heure en heure, prouvent que pour les 8 à 9 premiers, au moins, pris dans la première journée, les variations produites par la fatigue sont négligeables.

Les chiffres qui figurent à la fin de ce tableau montrent bien que l'autoréparation du siphon n'empêche pas la diminution de sa vitalité. On peut, avec la première contraction qui se produit après une nuit de repos, obtenir une courbe dont l'amplitude sera supérieure à celle qui est fournie à la fin d'une journée de travail, mais la diminution de la vitalité n'en est pas moins mise en évidence par la grande rapidité avec laquelle se produit la fatigue le lendemain. Malgré le repos d'une heure laissé entre chaque expérience, comme la veille, on voit que, dans deus essais successifs, le maximum d'amplitude est tombé de 17 à 9 millim.. Mais ce n'est pas le seul signe auquel on peut reconnaître la diminution de la vitalité. Elle s'accuse encore par la lenteur avec laquelle se fait la contraction, qui n'atteint que tardivement son maximum, et enfin par l'allongement de la période latente.

Ce résultat paraît dépendre beaucoup plus de la diminution d'excitabilité, ou mieux, d'irritabilité des segments contractiles du système avertisseur que de leur contractilité proprement dite.

En général, on confont à tort l'excitabilité ou l'irritabilité de la fibre musculaire avec sa contractilité. Cependant une fibre musculaire peut avoir conservé toute sa puissance contractile, et pourra encore fournir la somme de travail normal alors qu'elle est devenue beaucoup plus paresseuse et répont moins facilement aus mêmes excitants.

Il y a plus, si l'on fatigue un siphon isolé par un excitant déterminé jusqu'à ce qu'il cesse de réagir sous son influence, on pourra encore provoquer des contractions de ce siphon en employant un excitant d'une autre nature, alors même qu'il serait moins énergique que le précédent.

On dispose facilement un siphon de Pholade de telle façon qu'il soit excité alternativement par la lumière et par l'électricité. Or, dans plusieurs expériences, j'ai pu provoquer par la lumière des contractions de siphons placés dans l'obscurité et qui ne répondaient plus à l'électricité, ni par leur système musculaire central, ni par leur système avertisseur, et réciproquement. Il semble rationnel de penser dans ces conditions, que ce n'est pas la contractilité, mais bien l'irritabilité des segments contractiles de l'avertisseur, qui est modifiée pour tel excitant et non pour tel autre.

Mais cette diminution de l'excitabilité du système avertisseur peut encore recevoir une autre interprétation, si l'on admet que le segment contractile n'est mis en mouvement que sous l'influence d'une modification du segment pigmentaire produite par la lumière. Nous aurons à revenir ultérieurement sur ce point important.

§ 6.

Influence de la température sur la fonction photodermatique

La plupart de nos expériences ont été faites aus mois d'avril, de mai et de juin, mais quelques-unes aussi en hiver. Pendant cette saison les Pholades répondent moins facilement aus excitations, en partie, sans doute, à cause du ralentissement de l'activité de la nutrition générale. Mais la température seule a aussi une grande influence sur l'impressionnabilité du siphon pour la lumière. Pour étudier la loi à laquelle obéit cette cause perturbatrice, si importante à connaître au point de vue du déterminisme expérimental, j'ai placé une Pholade dans de l'eau de mer, dont la température a été portée progressivement de + 10° centigrades à + 35°. Le dispositif que j'ai décrit précédemment (*v. p. 78*), permettait de suivre à l'extérieur les variations de la température, la Pholade étant maintenue à l'obscurité dans l'intervalle des excitations. Chaque fois que la température de l'eau de mer subissait une élévation de 5°, on faisait tomber pendant deus secondes, sur le siphon, la lumière d'une lampe à régulateur placée toujours à la même distance.

On a pu obtenir ainsi une série de courbes en fonction de températures croissantes (série ascendante). Inversement, la température s'étant élevée à + 35°, on a éteint le petit bec de gaz de la chambre étuve et laissé la température de l'eau de mer s'abaisser lentement de + 35° à + 10°, en prenant toujours de cinq en cinq degrés un tracé avec les mêmes précautions : j'ai obtenu ainsi une série de courbes, mais en fonction de températures décroissantes (série descendante).

SÉRIE ASCENDANTE

Températures croissantes.	Longueur de la période latente évaluée en millimètre	
+ 10° centig.	0m020	*f*
+ 15° —	0m015	*e*
+ 20° —	0m011	*d*
+ 25° —	0m009	*c*
+ 30° —	0m007	*b*
+ 35° —	0m006	*a*

Cette série ascendante est très régulière et ses termes *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, peuvent se représenter de la façon suivante : $b = a + 1$, $c = b + 2$, $d = c + 2$ (probablement 3) $e = d + 4$, $f = e + 5$. Donc :

Quand la température s'élève, la durée de la période latente diminue de cinq en cinq degrés de quantités croissantes comme la suite des nombres naturels.

Théoriquement on devrait avoir en partant de + 5° :

a	5	
b	5 + 1	6
c	5 + 1 + 2	8
d	5 + 1 + 2 + 3	11
e	5 + 1 + 2 + 3 + 4	15
f	5 + 1 + 2 + 3 + 4 + 5	20

En représentant cette progression par une courbe, on reconnaîtra qu'elle appartient à une parabole, comme cela se produit

d'ordinaire quand on enregistre les phénomènes de la nutrition en fonction du temps.

Il résulte de cette expérience *que l'irritabilité dermatoptique augmente avec la température suivant une loi très simple.*

SÉRIE DESCENDANTE

L'étude des courbes de la série descendante nous a fourni les chiffres suivants :

+ 30°	7mm5
+ 25°	9mm
+ 20°	10mm
+ 15°	14mm

Bien que ces chiffres se succèdent ici moins régulièrement que dans la série ascendante, ils n'en suivent pas moins une loi analogue.

Cette expérience donne lieu aus remarques suivantes :

1° Que la température soit ascendante ou descendante, la durée de la période latente sera très sensiblement la même pour un même degré de température ;

2° Cette durée diminue suivant une courbe parabolique avec l'élévation de la température ; elle augmente suivant une courbe inverse de même nature avec l'abaissement de la température.

L'amplitude de la contraction varie également avec la température croissante ou décroissante.

Températures croissantes	Maximum d'amplitude en millimètres
+ 10°	0m020
+ 15°	0m018
+ 20°	0m012
+ 25°	0m011
+ 30°	0m014
+ 35°	0m013

Remarque. — Il ne faut pas oublier qu'il s'agit ici d'un système complexe comprenant un segment épithélial et un segment contractile. Si l'action de la lumière se faisait sentir exclusivement sur le segment contractile, il est probable que la loi qui détermine le temps perdu en fonction de la température dans les contractions des fibres lisses se confondrait exactement avec celle que j'ai indiquée.

Températures descendantes	Maximum d'amplitude
+ 30°	0m004
+ 25°	0m005
+ 20°	0m0075
+ 18°	0m013
+ 15°	0m013

La mesure des maxima ne nous a pas donné de séries aussi régulières que celle des périodes latentes. Néanmoins on peut voir que si l'élévation de la température, dans les limites que j'ai indiquées, augmente l'irritabilité du système avertisseur, elle diminue assez rapidement sa puissance contractile.

Nous voyons également que le séjour dans l'eau chauffée entre + 35° et + 30° amène un épuisement considérable du siphon, lequel se traduit par une chute remarquable de l'amplitude. Celle-ci augmente ensuite peu à peu pendant le refroidissement, mais sans retrouver sa valeur primitive pour des degrés correspondants dans la série ascendante et dans la série descendante. La comparaison des distances existant dans les diffférentes courbes d'une même série, entre le début de la contraction et le point où elle atteint son maximum (relevé sur la ligne de zéro) permet de se rendre compte de la vitesse relative avec laquelle se fait, aus diverses températures, l'explosion du potentiel accumulé dans les muscles.

On peut conclure de l'examen des courbes :

1° *Que l'élévation progressive de la température jusqu'à + 35° accélère la vitesse de contraction.*

2° *Que l'action prolongée d'une température élevée comprise entre + 20 et + 35° amène rapidement un épuisement qui agit d'une manière inverse en ralentissant la vitesse des contractions et en diminuant simultanément leur amplitude.*

3° *Le maximum de rapidité de la contraction a lieu entre + 18 et + 20° centigrades.*

Quant à la *durée de la contraction elle est d'autant plus courte et l'allongement consécutif du siphon se produit d'autant plus vite que*

la température est plus élevée. En d'autres termes, la durée du travail est toujours abrégée par l'élévation de la température à partir du degré où le siphon peut commencer à se contracter (1).

Ces expériences montrent bien nettement que, pour obtenir des courbes comparables avec un même animal, ou avec des animaus différents, il faut avoir soin d'opérer à une température constante.

On obtient facilement ce résultat avec le dispositif qui nous a permis d'étudier l'influence des températures croissantes et décroissantes. Nous n'avons eu que rarement recours cependant à ce procédé artificiel parce que nous possédons, à la Faculté des Sciences de Lyon, des sous-sols dont la température est suffisamment constante et qui offrent en outre l'avantage d'être à l'abri des ébranlements.

D'autre part, il ressort également de ces expériences que la température la plus favorable à la vitalité de l'animal, à la conservation de son énergie et de son excitabilité est comprise entre + 15° et + 18°. On fera bien de descendre même jusqu'à + 10° si l'on veut obtenir de longues séries de tracés.

§ 7.

Influence de la charge sur les contractions

Dans l'emploi des myographes destinés à recueillir des courbes dermatoptiques, il faut tenir compte de la charge que le siphon peut avoir à supporter ou de l'effort qu'il peut avoir à effectuer.

Pour étudier les modifications imprimées à la contraction du siphon par le travail, on fixe la Pholade comme à l'ordinaire: Le bout du siphon est relié à un fil par une épingle de laiton. Le fil se réfléchit sur une poulie et est rendu rigide, dans la portion qui ne s'enroule pas, située entre la poulie et le siphon, par une tige de verre filé. Cette tige porte un stylet horizontal qui frotte sur le cylindre inscripteur posé verticalement.

(1) Nota. — Dans ces expériences, je n'ai observé aucune contraction spontanée du siphon parce que les changements de température se sont faits progressivement. Il n'en est pas de même quand la température change brusquement, par exemple quand on fait arriver dans la cuve un courant d'eau chaude ou simplement en chauffant le vase récepteur par la partie inférieure.

La Pholade étant placée dans l'appareil et fixée comme d'habitude, on lui fait soulever des poids différents: 20g, 10g, 5g, 2g5 avec dis secondes d'éclairage à chaque excitation, la lampe étant distante de 12 centimètres.

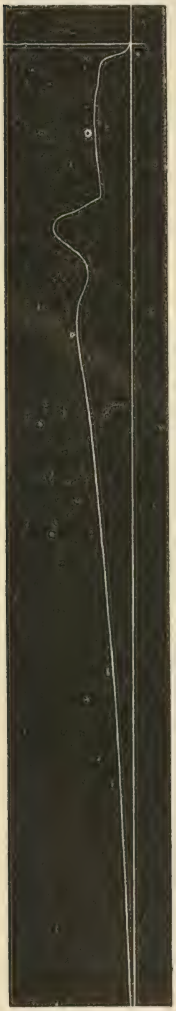


Fig. 43

Ces expériences ont donné lieu aus remarques suivantes :

1° *La rapidité de la contraction du siphon diminue quand la charge augmente.*

2° *L'amplitude diminue quand la charge augmente.*

3° *La durée de la contraction augmente quand la charge diminue.*

4° *L'allongement du siphon consécutif à son raccourcissement se produit plus rapidement avec des fortes charges.*

5° *La période latente diminue en même temps que la charge.*

6° *Lorsque le siphon a eu à soulever une forte charge* (20, 10, 5 grammes), *après la première contraction réflexe, il y a toujours une ou plusieurs autres contractions, mais volontaires, comme si l'animal voulait se débarrasser du poids qu'il supporte (fig. 43).*

Ces résultats sont intéressants non-seulement au point de vue du déterminisme expérimental, mais encore parce qu'ils montrent que l'on peut se servir de notre méthode pour étudier le travail produit sous l'influence d'un excitant nouveau, dont on peut facilement mesurer l'intensité.

§ 8

Influence de l'intensité de l'éclairage sur les contractions dermatoptiques.

Si l'on fait tomber à intervalles égaus et pendant des temps égaus sur le siphon d'une Pholade fraîchement séparé, la lumière d'une lampe munie d'un régulateur et placée à des distances croissantes, en ayant soin de laisser reposer le siphon pendant un temps convenable entre chaque excitation, on constate que les courbes obtenues ne sont pas identiques.

Dans les expériences qui nous ont fourni les tracés suivants avec le même siphon excité d'heure en heure, l'éclairage a duré deus secondes à chaque essai et la lampe munie d'un régulateur avait une valeur de *dis bougies*. Elle a été successivement éloignée du siphon à des distances de $0^m,60$ centim., $0^m,70$, 0^m80, 0^m90 et 1 mètre.

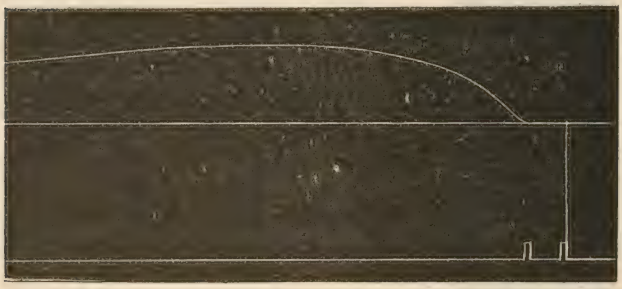


Fig. **44**

Un simple coup d'œil jeté sur les courbes suivantes (*fig. 44, 45, 46, 47 et 48*) permet de constater d'abord qu'au fur et à mesure que

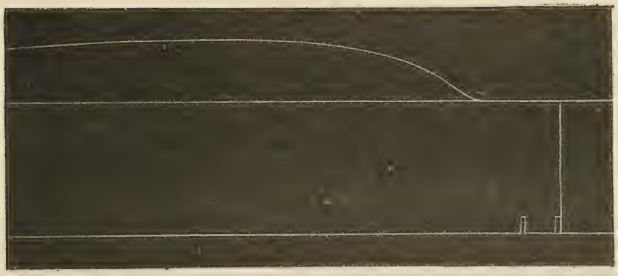


Fig. 45

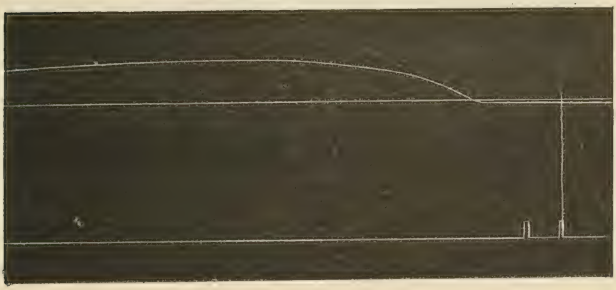


Fig. 46

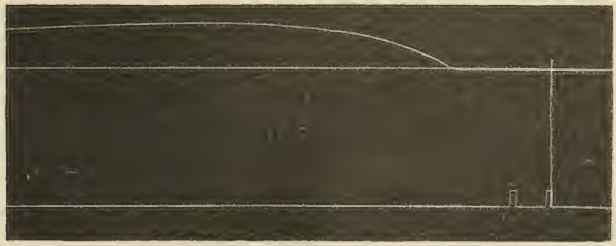


Fig. 47

l'on éloigne la lampe du siphon, c'est-à-dire que *l'on diminue l'intensité de la lumière incidente, la période latente s'allonge ;* on

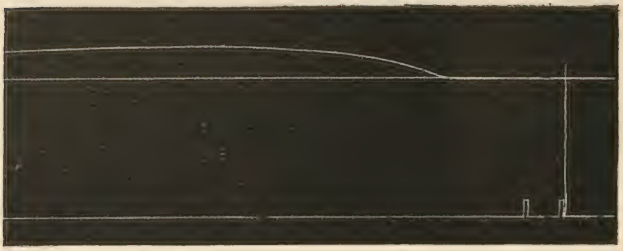


Fig. 48

voit, d'autre part, que pendant que *l'amplitude diminue la distance au maximum n'augmente pas sensiblement* et que *la durée du travail n'est pas notablement modifiée.*

Le système qui consiste à opérer par séries croissantes ou décroissantes en éloignant la lampe de 10 en 10 centimètres, ou en la rapprochant, nous a paru défectueux pour la recherche des relations numériques, en raison des faibles différences qui existent entre les diverses courbes et surtout parce qu'on ne se met pas ainsi suffisamment à l'abri de l'influence de la fatigue ou plutôt de l'épuisement.

Il nous a semblé préférable d'opérer d'abord en mettant la lampe à $0^m,20$ puis à $0^m,40$ (*fig. 49 et 50*) et en répétant plusieurs fois la même opération et à égal intervalle de temps. De cette façon, les effets de la fatigue et de l'épuisement pouvaient se répartir d'une manière plus uniforme sur toutes les courbes. Mais ces différences de distances sont encore trop faibles pour que l'on puisse aisément trouver les relations numériques.

Le procédé qui nous a donné les meilleurs résultats consiste à exciter soit le siphon isolé, soit le siphon attaché à la Pholade, avec une lampe placée alternativement à dis centimètres du siphon et à un mètre.

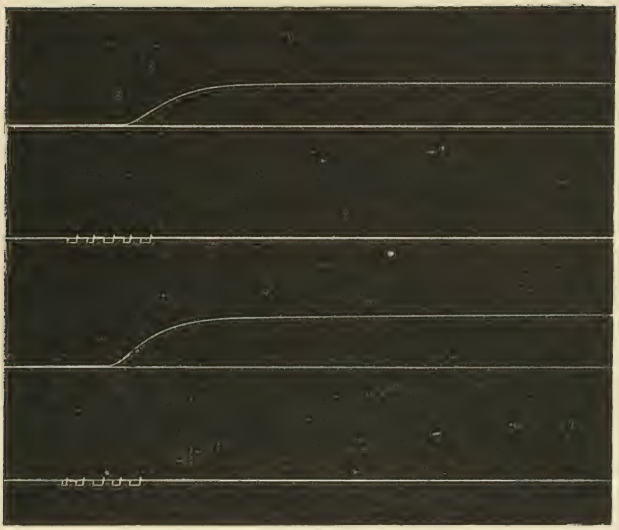


Fig. **49** et **50**

Les tracés suivants (*fig. 51 et 52*) ont été obtenus avec une Pholade entière, de petite taille. La contraction primaire est à peine

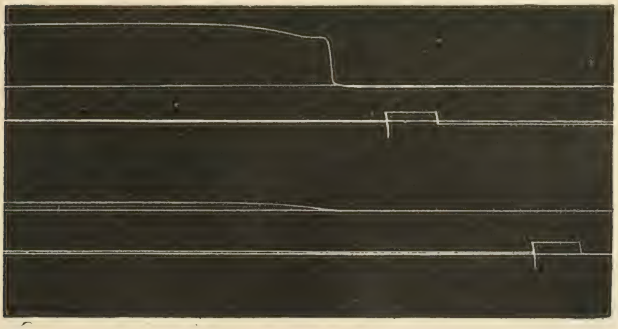


Fig. **51** et **52**

visible, la contraction secondaire éclatant très-brusquement à dis centimètres de distance. La seconde courbe semble composée uniquement de la contraction primaire, ce qui n'a pas lieu de surprendre, puisque nous savons que dans les excitations très faibles quelles qu'elles soient, la contraction secondaire fait d'ordinaire défaut.

Les mesures prises sur un grand nombre de tracés semblables montrent que, d'une manière très générale, l'*amplitude de la courbe est dis fois plus grande quand l'intensité de l'éclairage est cent fois plus forte*.

En opérant avec des siphons détachés, la distance au maximum s'est montrée sensiblement constante, quelle que soit l'intensité lumineuse. Celle-ci n'a donc pas d'influence sur la rapidité de la contraction du système avertisseur, ce qui est un point important à constater, comme nous le verrons bientôt à propos de la vision chromatique.

Quant à la durée du travail, dans cette seconde série d'expériences, elle ne s'est pas montrée notablement modifiée par l'intensité lumineuse; mais nous n'avons pu avoir de mesures absolument exactes, le diamètre du cylindre enregistreur de Marey étant trop faible, même avec la vitesse minima, pour obtenir des courbes complètes.

Dans les figures 51 et 52 la distance qui sépare le début de l'excitation du commencement de la courbe et qui exprime la valeur du temps perdu ou période latente, a été trouvée de 15 millimètres avec la lampe à 10 centimètres, tandis qu'elle a atteint 40 millimètres la lampe étant portée à un mètre du siphon.

Si l'on fait le quotient de ces deus nombres : on trouve $\frac{40}{15} = 2.66$.

Les tableaus suivants, construits d'après des expériences faites sur des individus différents, montrent que les résultats obtenus sont très sensiblement concordants, que l'on évalue la période d'excitation latente en millimètres ou en secondes.

Si l'on examine les rapports des chiffres exprimant la durée de la période latente dans un même essai fait avec la lampe à 10 puis à

100 centimètres, on trouve que le quotient est toujours compris entre 2 et 3.

Pholade entière. Durée de l'éclairage : 1sec.5. Excitation toutes les 15 minutes. Période latente évaluée en millimètres.

Lampe à 10 centimèt. Lampe à 100 centimèt.

15 m m.....	35 m/m
15 »	35 »
16 »	40 »
16 »	*x*.....(*Le stylet n'a pas marqué*).
Moyenne 15.5	Moyenne 36.6

Rapport des deus moyennes $\left\{\frac{36.6}{15.5}\right. = 2.32$

2me expérience avec 2 sec. d'éclairage

15 m/m.....	35 m/m
19 »	45 »
17 »	42 »
Moyenne 17	Moyenne 40.6

Rapport des deus moyennes $\left\{\frac{40.6}{17}\right. = 2.38$

3me expérience. Eclairage 2 sec. — Evaluation de la période latente en demi-secondes

1.5.....	3
1.5.....	3
2.....	4
2.....	5
x le stylet n'a pas marqué	4
2.....	4
2.....	4
2.....	6
1.....	0
Moyenne 1.71	Moyenne 4.1

Rapport des deus moyennes $\left\{\frac{4.10}{1.71}\right. = 2.39$

4me expérience. — Mêmes conditions que dans la précédente, mais « siphon coupé ».

2.....	4.....
2.....	4
2.....	4
2.....	5
2.....	5
2.....	6.....
Moyenne 2	Moyenne 4.66

Rapport des deus moyennes $\left\{\frac{4.66}{2.00}\right. = 2.3$

5me expérience. — Mêmes conditions que dans l'expérience 4.

1.....	4
2.....	4
2....	4.2
2.....	6
2.....	6
Moyenne 1.8	Moyenne 4.8

Rapport des deus moyennes $\left\{ \frac{4.80}{1.80} \right. = 2.60$

Par la méthode des moyennes, on arrive au chiffre de 2,39, qui exprime la valeur moyenne du rapport entre la durée de la période latente avec un foyer à 10 centimètres et avec le même foyer à 100 centimètres.

L'expérience montre que la période latente diminue quand l'excitation augmente : dans le cas qui nous occupe sa durée est environ deus fois et demi plus petite quand la lampe est à 10 centimètres (I = 100) que lorsque ce même foyer est à 100 centimètres (I = 1).

Si à ce temps perdu on ajoute celui qui résulte de l'inertie inséparable des appareils mécaniques employés et aussi le *temps pendant lequel se fait la contraction utile du système avertisseur* de la Pholade, le chiffre 2.9 atteindra facilement 3.

Or, il est curieus d'observer qu'il existe entre la valeur du temps correspondant à la période latente et à la contraction active du système avertisseur, certaines relations avec celle de la sensation elle-même fixée par la loi de Fechner.

D'après cette loi la sensation croît suivant une proportion arithmétique, quand l'excitation augmente suivant une progression géométrique.

Dans notre expérience on pourrait écrire :

I = 10	100	1000, etc.
S = 1	2	3 etc.

Quand l'intensité lumineuse devient 100 fois plus grande, la sensation devient 3 fois plus grande seulement. Mais nous remar-

quons aussi que le temps pendant lequel se fait *l'impression-sensation* (1) est trois fois moindre.

On serait conduit à admettre que *la sensation augmente en raison directe de la vitesse avec laquelle elle se produit.*

Cette vitesse peut donc servir de mesure de la sensation chez la Pholade, où elle peut être facilement calculée.

En outre, nous verrons plus loin que j'ai pu mettre en évidence dans la peau de la Pholade le développement de modifications électriques de même ordre que celles qui ont été observées par Holmgren, Dewar et Chatin dans l'œil des vertébrés et de quelques invertébrés lorsqu'il est impressionné par la lumière.

Or, on peut encore dans ce cas établir des relations numériques entre la durée du temps pendant lequel se fait l'impression-sensation et le développement de la force électro-motrice. Dewar a, en effet, reconnu que la force électro-motrice développée dans l'œil frappé par une radiation lumineuse devenait trois fois plus grande quand l'intensité de cette radiation devenait cent fois plus forte. Partant de cet autre énoncé de la loi de Fechner que *la différence entre deus sensations est proportionnelle au logarithme du quotient des différentes intensités lumineuses,* le physicien anglais admet que la force électro-motrice peut servir de mesure à la sensation puisque $3 - 1 = 2$ et que 2 est précisément le logarithme de $\frac{100}{1}$ ou de 100.

On peut admettre d'après ce qui précède que *la vitesse de la sensation dans la rétine dermatoptique est en raison directe de la force électro-motrice qui s'y développe sous l'influence de la lumière.*

De l'ensemble des faits exposés dans ce paragraphe on peut encore conclure que la peau de la *Pholade sent avec une précision qui ne le cède en rien à celle de notre œil les plus légères différences d'intensité lumineuse.*

(1) J'expliquerai à la fin de ce travail ce que je désigne sous les noms d'impression et de sensation : ce sont deus phénomènes distincts que l'on confont en général sous la rubrique sensation.

§ 9

Minimum d'intensité lumineuse perceptible.

On trouve en éloignant la lampe jusqu'à ce que la lumière ne donne plus qu'une contraction imperceptible que la lueur la plus faible pour provoquer une sensation chez une Pholade bien excitable est égale à 1/400 de bougie.

La Pholade peut donc par la peau distinguer comme nous, avec notre rétine, de faibles clartés, ainsi que nos expériences préliminaires devaient d'ailleurs le faire supposer.

§. 10

Influence de la durée de l'éclairage

Malgré son état d'infériorité morphologique, la Pholade peut-elle, comme nous, saisir le passage d'un éclair? en d'autres termes un éclairage instantané peut-il agir sur la rétine dermatoptique d'une manière sensible.

D'un grand nombre d'expériences faites avec l'ingénieus obturateur de M. Chavanon (*v. p. 80*) le seul qui convienne dans ce cas, on peut conclure que, dans de bonnes conditions, avec une lampe de dis bougies placée à $0^{m},30$, la durée minima de clarté sensible n'excède pas 2/100 de seconde. Mais à cette limite inférieure, il est très probable que la sensation provoquée par la rétine dermatoptique n'est pas transportée jusqu'aus centres nerveus ganglionnaires, ou est trop faible pour être perçue par eus; car on observe seulement alors la contraction de l'avertisseur, même sur les Pholades entières les plus sensibles.

Parfois cependant, avec un éclairage de deus à trois centièmes de seconde, la contraction du système avertisseur peut être suivie d'une contraction secondaire réflexe, mais elle n'apparaît alors qu'au bout d'un temps fort long; celle-ci est en outre remarquable par son instantanéité, sa brusquerie, qui rappelle celle de la

Fig. 54

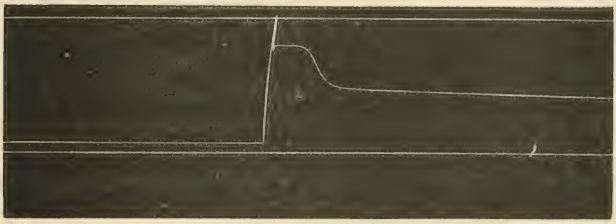


Fig. 55

Fig. 56

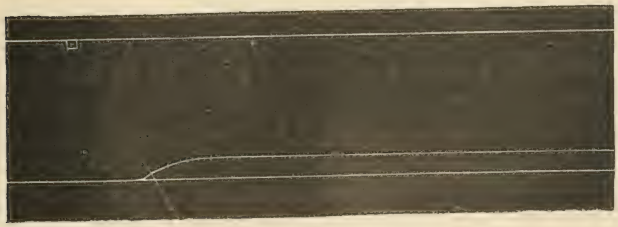


Fig. 57

détente d'un ressort (*fig. 54 et 55 ; la figure 55 n'est que la suite de la figure 54*). Il existe des rapports évidents entre la forme générale de cette courbe et celle que donnerait un siphon fatigué ou excité par des radiations peu actives (*V. fig. 3*), avec cette différence toutefois que dans le tracé 54-55 la contraction de l'avertisseur va en augmentant bien que très lentement jusqu'au moment où éclate la contraction secondaire.

Les figures 56 et 57 montrent en outre que la Pholade peut apprécier la durée d'un éclairage très rapide, puisque déjà avec un écart de un à deus centièmes de seconde, on obtient une différence dans l'amplitude de la contraction et dans la durée de la période latente. La rapidité de la contraction paraît elle-même modifiée, ce qui semblerait établir entre les effets des éclairages de très courte durée et les sensations chromatiques, certains rapports que nous signalerons dans le paragraphe suivant.

Au-delà d'une certaine durée, la prolongation de la période d'éclairement ne semble avoir aucune importance.

Je n'ai pu obtenir de contractions additionnelles avec de très courts éclairages, que lorsqu'ils étaient assez espacés et quand ils ne se succédaient pas pendant la période latente.

Il est donc expérimentalement établi que la peau de la Pholade peut être impressionnée par un éclairage d'une durée extrêmement courte (2/100 de seconde).

§ 11

De la chromodermatopsie ou vision dermatoptique des couleurs

Si l'on fait tomber par l'ouverture de l'obturateur successivement les différentes radiations simples du spectre solaire ou du spectre électrique, on constate que l'on peut provoquer des contractions du siphon isolé ou de celui d'une Pholade entière par toutes les radiations monochromatiques que notre œil peut distinguer. La Pholade est donc impressionnée par les mêmes couleurs que nous. Comme nous aussi, elle est insensible aus radiations ultra-violettes et ultra-rouges, ce qui démontre que les contractions observées,

ne sont dues ni à des radiations chimiques, ni à des radiations calorifiques. On peut encore s'assurer que ces dernières n'ont aucune influence sur le phénomène en question, en interposant sur le trajet des radiations lumineuses une cuve remplie d'une solution d'alun saturée : on obtiendra la même courbe avec la même radiation, avant et après l'interposition de la solution athermane. Au contraire, le plus léger déplacement du prisme, lorsque la Pholade est éclairée par des radiations déterminées, franchement vertes par exemple, suffira pour provoquer une contraction dans le jaune-vert.

On pourra, en outre, se convaincre par l'examen des graphiques que nous avons reproduits dans ce paragraphe, que les diverses radiations simples du spectre donnent naissance à des réactions différentes.

Mais on peut se demander s'il s'agit alors de véritables impressions colorées ou, plus exactement, de vraies sensations chromatiques? Ou bien si les différences observées dans les courbes obtenues avec des radiations simples, monochromatiques ne tiennent pas simplement à des différences dans l'intensité lumineuse des diverses régions du spectre. (1)

Je ne connais malheureusement aucune méthode photométrique qui permette de faire tomber sur un siphon de Pholade deus faisceaus de lumières monochromatiques différentes ayant la même *intensité lumineuse,* si ce n'est pourtant en éloignant plus ou moins le foyer lumineus jusqu'à ce que, avec le même siphon, on ait obtenu deus contractions ayant même amplitude, même durée, même période latente.

Dans ce cas, ce sera le système avertisseur qui représentera la partie essentielle du photomètre et jouera le même rôle que notre œil dans les procédés spectrophotométriques ordinaires.

(1) Cette question a déjà été sommairement discutée dans l'article que j'ai fait paraître le 15 avril 1890, intitulé : *Une nouvelle théorie du mécanisme des sensations visuelles.* Il est très probable que M. V. *Willem assistant de zoologie à l'Université de Gand* n'a pas eu connaissance de ce travail, ce qui est regrettable, car il eût pu parler de mes recherches avec une plus grande compétence que celle qu'il a montrée dans une courte notice bibliographique récemment publiée dans le bulletin scientifique de la France et de l'étranger (mars 1891).

Mais quoi que l'on fasse en admettant que les courbes obtenues puissent être comparables sous le rapport de l'amplitude, de la durée, elles n'auront pas même *forme* et c'est ce qui prouve qu'il entre dans l'action d'une radiation colorée quelque chose de spécial, qui la caractérise et qui n'est pas l'intensité.

Si l'on ne tient compte que de l'amplitude de la contraction, de sa durée et de celle de la période latente dans les tracés représentés dans les figures 58, 59, 60, 61, 62 et obtenus au moyen d'un siphon isolé et de verres colorés placés devant une source lumineuse d'intensité constante, on sera peut-être tenté de croire que l'intensité lumineuse seule entre en jeu.

Mais, avec un peu d'attention, on remarquera que la forme de ces graphiques n'est pas la même que celle des tracés obtenus avec des intensités différentes d'une même source de lumière blanche (*V. fig. 44, 45, 46, 47, 48*). On est frappé de la rapidité du départ de la contraction provoquée par les radiations vertes et jaunes, laquelle contraction atteint très vite son maximum d'amplitude, tandis qu'au contraire les radiations violettes et rouges ne déterminent qu'une contraction très paresseuse.

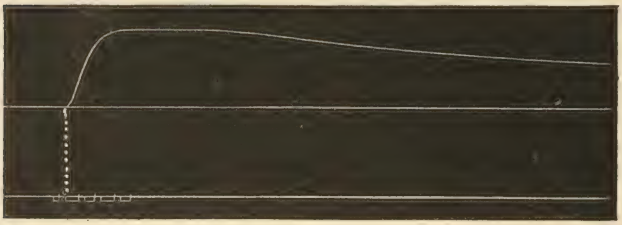


Fig. **58**

La comparaison des deus séries de courbes, dont je viens de parler, permet encore une autre remarque, c'est que la rapidité de la contraction avec la lumière blanche est précisément intermédiaire entre celle des radiations jaunes et vertes et celle des radiations violettes et rouges. Il semble donc que lorsque la

Fig. 59

Fig. 60

Fig. 61

Fig. 62

lumière blanche composée de toutes les radiations simples du spectre, tombe sur la rétine dermatoptique, ces excitants, d'activités différentes, agissant simultanément, impriment à la contraction dermatoptique une vitesse moyenne, qui correspont précisément à la sensation de lumière blanche. La vitesse de contraction qui se rapproche le plus de celle de la lumière blanche est celle du bleu et l'on sait combien facilement on passe de la sensation de lumière blanche à celle du bleu pâle, qui est la seule persistante avec les lumières composées de très faible clarté. La nuance qui se rapproche le plus du violet est artificiellement produite par un mélange de bleu et de rouge ; or, il est remarquable que la vitesse de contraction du violet soit précisément intermédiaire entre celle du bleu et celle du rouge ; il en est de même pour le mélange du jaune et du bleu qui donne la sensation du vert. Enfin, le mélange d'une radiation excitatrice d'une contraction très rapide, comme le vert, avec une radiation à contraction très lente, comme le rouge, donne encore une vitesse moyenne qui correspont à la sensation du blanc ; on peut en dire autant du jaune et du bleu. Ainsi peuvent s'expliquer les *couleurs complémentaires*. Toutes les explications du mécanisme de la vision chromatique que nous connaissons ne reposent que sur des hypothèses. La théorie que nous proposons a le grand avantage, d'une part, d'être fondée sur des faits expérimentaus et, d'autre part, d'être d'une grande simplicité.

Nous dirons donc que la *sensation d'intensité lumineuse dépent de l'amplitude de la contraction dermatoptique du système avertisseur, tandis que la sensation chromatique résulte de la vitesse plus ou moins grande de cette contraction.*

Cette simple diminution de la rapidité de la contraction, qui va en s'accentuant du jaune au vert, au bleu, au violet et au rouge employés comme excitants, suffit pour modifier profondément le phénomène réflexe qui prent naissance dans les ganglions sensoriels de la Pholade entière et aussi la contraction des muscles centraus qui nous en révèlent l'existence. Pour chaque excitation chromatique particulière, la Pholade entière donne une courbe caractéristique résultant de l'action combinée du système avertisseur et du système moteur central du siphon. Dans les courbes

qui expriment la sensation du jaune, du vert, du bleu (*fig. 63, 64, 65*) la contraction du système avertisseur se confont presque avec

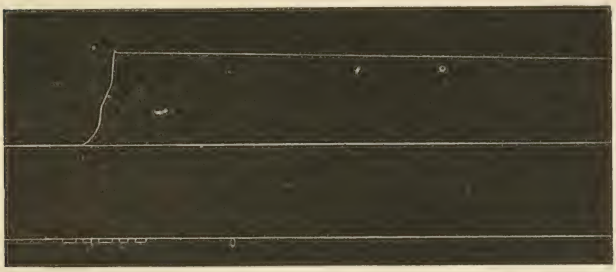


Fig. **63**

Fig. **64**

Fig. **65**

la contraction réflexe qui la suit de très près. Avec les radiations rouges (*fig. 64*) qui donnent une contraction paresseuse de l'avertisseur, les muscles centraus ne répondent que tardivement, ce qui permet de mieus distinguer ces deus mouvements l'un de l'autre. Au moyen des radiations spectrales violettes il ne m'a pas été possible d'obtenir autre chose que la contraction du système avertisseur ; il est permis dans ce cas de penser que, s'il y a sensation avec cette radiation, elle peut n'être pas perçue, même comme simple acte réflexe (perception inconsciente) (1).

Avec chaque lumière monochromatique on peut obtenir une série de courbes variant avec l'intensité éclairante.

Fig. **66**

Si l'on prent pour commune mesure de l'intensité éclairante de deus lumières de nature différente l'amplitude de la contraction qu'elles provoquent, on est conduit à admettre pour la peau de la Pholade comme pour notre rétine que les différentes régions du spectre sont loin d'avoir le même pouvoir éclairant.

L'amplitude maxima de la contraction décroît, en effet, dans un spectre solaire selon l'ordre suivant : jaune, vert, bleu, violet, rouge.

Les tracés 58, 59, 60, 61, 62 nous donnent les valeurs suivantes exprimées en millimètres. Ces valeurs sont variables bien entendu avec la taille de l'animal et l'intensité du foyer éclairant, mais toujours à peu près respectivement proportionnelles entre elles.

Jaune : 13 millim. ; vert : 10 millim. ; bleu : 8 millim. ; violet : 5 millim. ; rouge : 3 millim.

(1) Remarque. — Dans les conclusions de ce travail je donnerai la définition de ce que l'on doit entendre, selon moi, par sensation et perception.

Dans une expérience, j'ai cherché à comparer l'amplitude d'une courbe obtenue au moyen d'un foyer déterminé de lumière blanche, avec les courbes provoquées par ce même foyer après interposition d'une série de verres de couleurs, j'ai trouvé les chiffres suivants :

Hauteur maxima de la courbe dans la lumière			blanche	= 22mm
«	«	«	verte	= 11
«	«	«	jaune	= 8
«	«	«	bleue	= 6
«	«	«	violet	= X
«	«	«	rouge	= 1

Par suite de la mauvaise qualité du verre violet, je n'ai eu aucune réaction dans cette lumière, mais si on additione les valeurs obtenues avec les autres radiations colorées composantes du foyer de la lumière blanche on trouve le chiffre 26, qui se rapproche sensiblement du nombre 22. Si la lumière violette avait produit une réaction, le chiffre 26 fût peut-être devenu 29, mais le résultat n'aurait eu rien de surprenant étant donné que les verres employés n'étaient pas monochromatiques. Il serait intéressant de refaire cette expérience dans de meilleures conditions, pourtant elle déjà suffisante pour montrer que les *intensités partielles des radiations composantes du spectre s'ajoutent pour constituer l'intensité éclairante du foyer qu'elles forment par leur réunion.*

La période latente de contraction a une durée variable avec la nature de la radiation excitante.

Voici les valeurs respectives exprimées en demi-secondes que j'ai trouvées dans une expérience :

Jaune : 1,5 ; vert : 2 ; bleu : 2,5 ; violet : 3 ; rouge : 4.

La durée de la période latente augmente donc du jaune au vert, du vert au bleu, du bleu au violet, du violet au rouge et cela d'une manière très générale (1).

(1) Remarque. — L'énoncé de cette loi paraît être en contradiction avec celui qui figure dans ma note des Comptes-rendus de l'Académie des Sciences du 19 août 1889 intitulée « sur l'action des agents modificateurs de la contraction photodermatique chez le Pholas dactylus » ce qui tient à ce que l'on a imprimé par erreur le mot *décroit* au lieu du mot *croit*.

Avec la lumière blanche et avec les diverses lumières simples, je n'ai pu saisir aucune différence entre la durée minima de l'éclairage nécessaire pour provoquer une contraction : Cette durée minima a été trouvée, comme pour la lumière blanche, de deus à trois centièmes de seconde.

Quant à la durée de la contraction, qui doit, dans notre esprit, exprimer la persistance de la sensation chromatique, elle a toujours été en décroissant dans l'ordre suivant : blanc, vert, jaune, rouge.

Mes expériences relatives à la fatigue résultant des excitations répétées avec les diverses radiations spectrales sont trop peu nombreuses pour qu'il soit permis d'en tirer des conclusions générales. Je dirai seulement que l'irritabilité dermatoptique m'a semblé diminuer plus rapidement avec les radiations rouges qu'avec les radiations vertes, bien que ces dernières agissent plus fortement sur le système avertisseur.

Passage d'une radiation colorée à une autre. — Lorsqu'une Pholade est placée dans une région déterminée du spectre solaire, on peut, en faisant tourner légèrement autour de son axe, le prisme de diffraction, faire tomber sans transition brusque sur le siphon une radiation d'une longueur d'onde différente. J'ai constaté ainsi que le passage du rouge au vert, du violet au vert et du bleu au vert et au jaune provoquait toujours une contraction. Dans deus expériences, le passage du vert au rouge a donné lieu manifestement, à un allongement du siphon suivi d'une contraction, puis d'un second allongement (*fig. 66 et 67*).

Ces résultats expérimentaus me paraissent dus surtout au changement d'intensité éclairante, à moins que l'on admette que la contraction du système avertisseur n'est jamais aussi complète pour les radiations excitatrices des contractions lentes que pour les radiations à excitation rapide. Nos résultats, encore incomplets sur ce point, ne nous permettent pas de nous prononcer quant à présent.

De l'ensemble de nos expériences, il résulte que la sensation d'intensité lumineuse est fonction, pour un même individu, de l'amplitude

Fig. 67

Fig. 68

du mouvement de l'avertisseur et que la sensation de couleur est déterminée par la rapidité de ce mouvement, comme dans l'audition la hauteur d'un son est fonction de la rapidité des vibrations sonores et son intensité de l'amplitude de celles-ci. (1)

Les expériences suivantes vont nous montrer maintenant combien sont défectueus les procédés employés jusqu'à ce jour par certains observateurs qui nous ont précédé dans l'étude expérimentale de la vision chez les invertébrés.

Ces procédés consistent à placer des animaus sous des verres transparents ou opaques, ou sous des verres plus ou moins fortement colorés, ou enfin dans le spectre solaire, pour voir s'ils ont quelque préférence marquée pour tel ou tel éclairage, pour telle ou telle couleur. D'autre fois, comme Lubbock l'a fait pour les guêpes,on déposait des aliments sur des papiers de différentes couleurs pour savoir si les insectes pourraient ensuite les reconnaître; d'autres encore ont tiré d'ingénieuses conclusions des préférences que montrent les insectes pour les fleurs dont les pétales sont colorés. La méthode « photokinétique », employée surtout par Graber et à laquelle on devrait presque entièrement, d'après M. Willem, le peu de données que nous possédons sur la perception des couleurs par les animaus aveugles, aurait conduit celui qui l'aurait appliquée à l'étude de la vision dermatoptique chez la Pholade à déclarer que celle-ci n'existait pas, au moins pour les radiations colorées. Mais il ne s'en suit pas fatalement, de ce qu'un animal ne manifeste aucune préférence soit pour tel ou tel éclairage, soit pour telle ou telle couleur, qu'il n'en ait pas la sensation, ainsi que nous allons le voir.

La Pholade, comme je l'ai indiqué au commencement de ce travail, est, il est vrai, dans l'impossibilité de changer de place quand elle est extraite de son trou, dans lequel, d'ailleurs, elle ne

(1) Ces recherches expérimentales établissant qu'il n'existe aucun rapport entre l'ordre de réfrangibilité des radiations spectrales et celui des effets physiologiques qu'elles produisent, nous ne nous attarderons pas à discuter ici la théorie de Handl (*Ueber den Farbensinn der Thiere und die Vertheilung der Energie in spectrum.* Sitzungs b. pk. Akad. d. Wiss. Wien,, 94 ter Band, 1886.) après laquelle l'intensité des perceptions est à peu près proportionnelle à la quantité d'énergie contenue dans les rayons lumineus qui les provoquent.

fait que tourner, mais elle peut allonger considérablement son siphon dans toutes les directions. Or, il m'a été impossible de découvrir chez ce mollusque la moindre préférence, soit pour la lumière, soit pour l'obscurité, soit pour une radiation colorée quelconque. Il ne donne des manifestations de sensibilité optique que lorsqu'il passe de l'obscurité à la lumière ou inversement de la lumière à l'obscurité, ou bien encore d'une radiation colorée à une autre. Mais il faut pour la lumière comme pour la chaleur d'ailleurs, que ce passage soit assez brusque. S'il se fait lentement, il n'y a pas de réaction *appréciable*. Ainsi lorsque la Pholade a étendu son siphon, le passage du jour à la nuit ne lui fait subir aucune modification sensible tandis qu'elle réagit sous l'influence d'un nuage de fumée qui passe.

J'ai entretenu pendant très longtemps des Pholades bien vivantes tantôt couchées dans des cuvettes, tantôt plantées verticalement dans de l'argile et immergées dans de l'eau de mer.

Dans une première série d'expériences, les vases étaient recouverts d'un côté par une glace transparente et de l'autre par une glace opaque ou simplement dépolie, de telle façon que le siphon pouvait s'incliner soit du côté de la lumière, soit du côté de l'obscurité ou de la lumière diffuse. Dans aucune de ces expériences, je n'ai vu les Pholades choisir un genre d'éclairage plutôt qu'un autre.

Les verres colorés ne m'ont pas donné de résultats plus concluants, bien que j'aie disposé ces verres de beaucoup de manières, mais le plus souvent pourtant en recouvrant le récipient avec deus verres de couleurs complémentaires juxtaposés. Après vingt-et-une expériences, j'ai été amené à constater que *la Pholade n'avait de préférence marquée pour aucune couleur.*

Dans tous ces essais, la lumière venait directement d'en haut.

§. 12

Phénomènes électriques produits dans le siphon de la Pholade par l'action de la lumière

L'ensemble de tous les faits d'observation et d'expérimentation que nous avons exposés dans le chapitre précédent prouvent déjà que les propriétés physiologiques de la peau de la Pholade se rap-

prochent singulièrement de celles de l'œil humain, mais la comparaison peut-être poussée plus loin encore. Holmgren (1), Dewar (2), Chatin (3), ont établi qu'il se produisait une variation négative (courant d'action de Hermann) dans le nerf optique de la Grenouille et de certains animaus invertébrés toutes les fois que l'on faisait tomber sur la rétine d'un œil placé dans l'obscurité une radiation lumineuse.

J'ai cherché si l'on ne pouvait pas provoquer le même phénomène en substituant à la rétine la peau de la Pholade, que j'ai appelée en raison de ses propriétés similaires, rétine dermatoptique, et au nerf optique la couche neuro-conjonctive situé à sa face profonde.

Pour cette expérience, la Pholade était couchée horizontalement sur une serviette imbibée d'eau de mer et placée dans une cuvette. Au-dessus de la cuvette, on avait disposé une glace inclinée de 45° sur laquelle on pouvait projeter un faisceau de lumière fourni par une lampe à éclairage oxhydrique. Le faisceau de lumière réfléchi par la glace venait frapper normalement la surface du siphon. L'expérience était faite dans le cabinet noir au moyen d'un galvanomètre de Thompson très sensible, dont les fils conducteurs étaient terminés par des électrodes impolarisables de D'Asonval.

Une des électrodes était mise en contact avec la surface du siphon et l'autre avec une coupe transversale de cet organe obtenue en pratiquant une petite fenêtre dans sa paroi. Au moyen d'un dispositif spécial, on pouvait suivre les déviations de l'aiguille du galvanomètre sans éclairer le siphon de la Pholade.

Dans chaque essai, la durée de l'éclairage était de trois secondes et chaque fois que la lumière était projetée sur le siphon, il se produisait trois déviations successives de l'aiguille galvanométrique. Les deus premières étaient de même sens : la surface du siphon présentait une tension négative, tandis que la section était positive par rapport à la surface. La troisième déviation était de

(1) Holmgren cité dans Beaunis : *Physiologie* 3e édition, t. II, p. 526.

(2) Dewar, *Action physiologique de la lumière* (Rev. sc. 2e série, 6e année, n° 53 et ibid. : 2e année, 5e série, n° 22 p. 518, 1875).

(3) J. Chatin : *Contributions expérimentales à l'étude de la chromatopsie chez les batraciens, les crustacés et les insectes.* Paris, 1881.

sens inverse plus forte et plus prolongée que les deus premières et ne survenait que tardivement.

La première et la seconde déviation correspondaient à la contraction primaire et à la contraction secondaire, tandis que la troisième survenait pendant le retour du siphon à sa longueur primitive, c'est-à-dire pendant son allongement.

§. 13

Du mécanisme de la vision dermatoptique dans ses rapports avec le fonctionnement de la rétine

Il n'est pas surprenant qu'il se produise des courants d'action, là où il y a contraction musculaire manifeste ; mais ce qui est véritablement important c'est que l'on puisse expliquer de la même manière la production des phénomènes électriques dans la rétine constatée par Holmgren, Dewar, Chatin. Une même interprétation de ces phénomènes est d'autant plus admissible que l'on sait que la rétine est aussi le siège de mouvements se manifestant sous l'influence de l'excitation lumineuse. Depuis longtemps déjà on connaît l'allongement et le raccourcissement des franges des cellules pigmentaires de la rétine provoqués par les modifications de l'éclairage du fond de l'œil, mais en outre, Engehlmann et von Deren Stort (1), ont démontré que chez les vertébrés les cônes et les bâtonnets rétiniens pouvaient se contracter sous l'influence de la lumière.

On est également frappé des relations qui existent, d'une part, entre la nature des radiations colorées et la force électro-motrice développée par celles-ci dans l'œil qui les reçoit, et, d'autre part, entre la nature de ces mêmes radiations et leur pouvoir excito-dermatoptique. Chatin a démontré que les radiations rouges développaient le moins de force électro-motrice; or, nous voyons que

(1) Enghelmann, *Ueber Bewegungen der Zapfen und pigmenten Zellen der Netzhaut unter den Einflusse des Lichtes und nerven Systems. Pluger's. Arch. f. d. Ges. phys. XXXV, p. 498.*

les mêmes radiations jouissent également du pouvoir excito-moteur dermatoptique le plus faible tandis que le jaune et le vert possèdent, au contraire, au point de vue électro-moteur et excito-moteur, la plus grande activité.

Si l'on rapproche ces faits de ceux qui viennent d'être découverts tout récemment par M. D'Arsonval (1), on sera d'autant plus convaincu de l'importance de leur groupement que jusqu'à présent aucune théorie n'a pu donner de l'ensemble des notions relatives au mécanisme de la vision une explication satisfaisante. Cet habile expérimentateur fait tomber le faisceau lumineux d'un puissant arc électrique sur une patte de grenouille, sur un nerf et sur un muscle et n'observe aucune modification d'ordre physiologique : il fait alors passer un courant d'induction d'une bobine de Dubois Reymond au seuil d'excitation et continue l'éclairage: il se produit alors un léger tremblement des muscles, mais on n'obtient rien en agissant de la même façon sur le nerf moteur.

On sait, d'autre part, que la rétine est le siège de réactions moléculaires importantes, qui s'accomplissent sous l'influence de la lumière. On peut admettre que ces phénomènes ont pour effet de mettre les cônes et les bâtonnets dans un état électrique parculier qui les rent directement impressionnables par la lumière, ou bien qu'ils sont assez puissants pour mettre en jeu la contractibilité de ces éléments.

En tout cas, on ne peut pas dire qu'*à l'état normal* la fibre contractile soit directement excitable par la lumière : il faut toujours qu'elle soit en connexion plus ou moins directe avec des éléments pigmentaires qu'il s'agisse de la rétine, de la peau de la Pholade ou encore de l'iris de l'anguille ou d'autres vertébrés inférieurs, dont Brown-Séquard a depuis longtemps déjà démontré la contraction sous l'influence directe de la lumière (2).

Dans la rétine oculaire et dans la rétine dermatoptique, cette

(1) D'Arsonval. — *La fibre musculaire est directement excitable par la lumière.* Soc. de biol. 9 mai 1891, Sér. 9, T. III, p. 318.

(2) Brown-Séquard. *Recherches expérimentales sur l'influence de la lumière, du froid et de la chaleur sur l'iris.* Journal de la Physiologie, 1859.

(3) Les éléments pigmentaires ne sont pas seulement le siège de phénomènes

connexité de l'élément pigmentaire et de l'élément contractile est très étroite. On peut en juger en jetant les yeus comparativement sur les microphotogravures représentant la coupe d'une rétine de caméléon (*fig. 2, pl. VI*), ou d'une rétine de lamproie (*fig. 2, pl. VII*) et sur la coupe, également reproduite en microphotogravures des papilles du siphon de la Pholade. L'examen microscopique permet encore mieus de se rendre compte de la continuité de ces éléments (1) que j'ai, pour cette raison, désignés respectivement sous le nom de segment pigmentaire et de segment contractile.

J'ai insisté déjà (*v. p. 12 et suivantes*) sur les relations étroites qui existent entre les éléments fondamentaus de la couche myo-épithéliale du siphon et ceus que l'on a rencontrés dans les yeus de divers mollusques et montré comment on pouvait les considérer comme les homologues des rétinulæ et des rétinophoræ de Patten.

Enfin, si l'on descent plus bas, dans la série animale on aperçoit des analogies encore plus frappantes entre la structure d'un œil proprement dit et celle de la rétine dermatoptique. Chez certains cœlentérés et particulièrement chez la *Lizzia Kœllikeri* l'organe oculaire est fondamentalement composé de fibres formées de trois segments distincts : un segment externe pigmentaire, un segment moyen renflé en fuseau et très probablement contractile et un segment profond. En raison de la continuité de ces trois segments leur ensemble peut être considéré comme représentant un élément neuro-myo-épithélial (2).

moléculaires d'ordre chimico-physiologique ou bio-chimiques; des travaus récents (V. Bataillon : *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Anoures*. Annales de l'Université de Lyon, T. II, fasc. 1, 1891.) ont montré que le noyau des cellules pouvaient émettre de fins boyaus capables de sortir de l'élément et de se mettre en contact intime avec des éléments voisins. La production de matière pigmentaire pouvant être déterminée par la lumière, il se peut que ces prolongements, qui représenteraient alors les franges pigmentaires dans la rétine soient susceptibles d'agir mécaniquement sur l'irritabilité des cônes et des bâtonnets.

(1) Dubois et Renaut : *Sur la continuité de l'épithélium pigmenté de la rétine avec les segments externes des cônes et des bâtonnets et de la valeur morphologique de cette disposition chez les vertebrés*. C. R. T. CIX, 747.

(2) J. Chatin : *Les organes des sens*, Paris, 1880, p. 713.

*En résumé, nos recherches nous conduisent à admettre que la lumière agit sur le segment pigmentaire du système avertisseur; les modifications qui s'y produisent mettent en jeu l'*IRRITABILITÉ *du segment contractile et celui-ci à son tour excite mécaniquement les terminaisons nerveuses. La sensation d'intensité dépent de l'amplitude des contractions du segment moyen et les sensations chromatiques de leur rapidité. Il se passe donc dans la profondeur de la peau du siphon de la Pholade un phénomène tactile d'une nature particulière, qui provoque des réactions analogues à celles ausquelles on a donné le nom de phosphènes.*

D'autre part, *l'anatomie et la physiologie comparées s'accordent pour faire admettre que notre théorie de la vision dermatoptique est parfaitement applicable à la vision oculaire.*

IV. — DU MÉCANISME DES SENSATIONS EN GÉNÉRAL

Il résulte des faits exposés dans les chapitres précédents que, chez la Pholade, les sensations gustatives, olfactives, visuelles et tactiles se produisent par un mécanisme très anologue. Ce ne sont pas ici, comme on l'admet généralement pour les autres animaus, les terminaisons nerveuses sensorielles qui sont primitivement excitées.

Entre celles-ci et l'excitant extérieur (corps sapide ou odorant, radiation lumineuse) se place un intermédiaire, qui transforme en excitations mécaniques proprement dites les impressions produites par les agents chimiques ou physiques susceptibles de faire naître des sensations. Ce transformateur, cet interprète pourrait-on dire, des influences étrangères réagit par son *irritabilité*; celle-ci se manifeste toujours par une contraction, c'est-à-dire par un mouvement. Ce mouvement interne excite mécaniquement la terminaison nerveuse, *comme si on la touchait*: il a son siège dans ce que j'ai appelé le *système avertisseur*.

Chez la Pholade, le tact s'exerce par le même mécanisme que celui qui préside aus sensations ayant, chez beaucoup d'autres animaus, leur origine dans des organes sensoriels différenciés, dont notre mollusque est dépourvu.

Mais on conçoit facilement que la présence d'un intermédiaire contractile devienne inutile quand l'excitant extérieur agit lui-même mécaniquement, soit par traction, soit par pression.

Dans la peau, les muqueuses, la cornée chez l'homme, les terminaisons tactiles, très superficiellement situées peuvent être excitées directement.

On retrouve au contraire, un mécanisme tactile analogue à celui de la Pholade quand ces terminaisons sont situées dans la profondeur des organes : tel est, par exemple, celui qui assure l'exercice du sens musculaire et probablement aussi de diverses autres sensations internes.

Il arrive même parfois que l'on rencontre à la périphérie de notre propre organisme des dispositions morphologiques et des réactions physiologiques, qui rappèlent absolument celles de la peau de la Pholade.

On a cru pendant longtemps que le thélotisme ou érection du mamelon chez la femme était dû à une action reflexe. J'ai démontré (v. 2me partie, chap, I.) sur des sujets anesthésiés profondément par le chloroforme, chez des histériques plus ou moins complètement privées de sensibilité tactile et au moyen de pièces fournies par des amputations du sein, que les fibres musculaires du mamelon sont directement excitables et que le thélotisme est dû à leur irritabilité propre.

Il m'a, en outre, été permis de constater avec M. A Carrier, médecin de l'Antiquaille, que la sensation particulière, qui accompagne le thélotisme est consécutive à la contraction des fibres lisses et qu'il ne résulte pas de l'excitation des terminaisons nerveuses périphériques superficielles. Quant aus relations anatomiques entre l'épithélium, les fibres lisses et le système nerveus, elles sont de même ordre que celles qui existent entre les parties correspondantes du tégument de la Pholade.

La connaissance de ces mécanismes particuliers montre bien la transition, dans l'organisme humain, entre le sens du tact et ceus qui ont leur siège dans les organes sensoriels.

En outre, l'analogie morphologique que nous avons établie entre les éléments fondamentaus des rétines photodermatique et oculaire,

d'une part, et la cellule visuelle neuro-myo-épithéliale de l'œil de la *Lizzia Kœllikeri*, d'autre part, peut être étendue à tous les éléments anatomiques fondamentaus des organes des sens spéciaus. Si l'on considère, dans la série animale, ce que l'on nomme une fibre olfactive, gustative ou auditive, on y pourra reconnaître toujours trois parties bien distinctes, quoique continues. Le segment externe affecte le plus souvent la forme d'une cellule épithéliale, pigmentaire ou non pigmentaire, plus ou moins allongée, celle d'un batonnet cylindrique, parfois même d'un simple poil. A ce segment externe succède de dehors en dedans, une partie ordinairement renflée vers son milieu présentant parfois des stries transversales analogues à celles des muscles volontaires. Ce fuseau plus ou moins étiré, qui est l'analogue et en même temps l'homologue des cônes et des batonnets contractiles de la rétine, se continue plus profondément par une fibre nerveuse présentant souvent des renflements en chapelet ou par une cellule nerveuse bien caractérisée.

Sous l'influence des modificateurs ou excitants externes de nature physique, chimique ou mécanique, l'irritabilité du segment moyen est mise en jeu, il se contracte et actionne mécaniquement la terminaison nerveuse. Il en résulte un premier phénomène complexe que j'appelerai *impression-sensation*.

L'impression reste localisée dans les segments externe et moyen. Dans la rétine, elle est représentée, par exemple, par les modifications moléculaires, qui se produisent dans le segment épithélial pigmentaire sous l'influence de la lumière et par la contraction des cônes ou des batonnets.

La sensation se compose exclusivement de l'ébranlement de la terminaison nerveuse provoquée par l'impression.

L'impression et la sensation, ainsi définies, ont leur siège dans les organes des sens, quelle que soit d'ailleurs leur nature.

La sensation est *latente* ou bien elle est *perçue*.

Dans ce dernier cas, l'ébranlement nerveus périphérique se transmet de proche en proche le long des nerfs qui se rendent aus centres percepteurs et y éveille la perception.

Cette *perception* peut être *inconsciente*, son existence ne nous est

alors révélée que par une de ces manifestations automatiques ou involontaires que l'on désigne communément sous le nom d'actes réflexes.

D'autre fois, la perception est consciente : elle se traduit alors par un acte volontaire, par une pensée résultant de la répercussion d'une perception primitivement inconsciente sur les centres nerveus supérieurs, qui sont le siège de l'intelligence.

Quand nous *percevons* une odeur, une saveur ou une lumière, on ne doit pas dire qu'il y a *sensation* olfactive, gustative ou visuelle ce qui ne peut que jeter la confusion dans l'idée précise que l'on doit avoir, en psycho-physiologie, de la nature et de l'ordre de succession des phénomènes.

Dans notre théorie, qui repose à la fois sur l'expérimentation, sur l'observation et sur le raisonnement, toute sensation résulte donc d'un mouvement interne, qui transforme en excitation mécanique tous les existants extérieurs, de nature soit chimique soit physique.

Tous les phénomènes sensoriels se trouvent ainsi réduits à des phénomènes tactiles, dont l'excitant mécanique est tantôt extérieur et tantôt intérieur.

La notion de sensation se simplifie alors considérablement, car on n'a plus à tenir compte que d'un seul genre d'excitant, l'excitant mécanique.

Or, celui-ci ne peut varier que de deus manières : soit en quantité, soit en qualité; comme tout autre mouvement, il sera caractérisé par son amplitude et par sa vitesse.

Avec ces deus variables, on peut distinguer toutes les sensations, ainsi que cela ressort nettement de l'examen des graphiques fournis par la Pholade réagissant sous l'influence des excitants les plus divers.

Quant aus perceptions, elles varieront suivant la spécialité des centres où se répercutent, avec des rythmes et des mesures diverses, les ébranlements périphériques.

De même que les radiations du spectre lumineus ne peuvent différer entre elles que par la vitesse ou l'amplitude des ondulations et que les mouvements qui déterminent les sensations auditives ne

se distinguent que par leur rapidité ou leur grandeur, de même les sensations pourront être considérées comme des mouvements dont la diversité dépent uniquement du rythme et de la mesure qui sont propres à chacun d'eux.

Cette théorie n'est pas de celles qui peuvent nous surprendre par leur étrangeté ou par leur éclosion inopinée.

Les philosophes de l'Antiquité en ont eu bien évidemment l'intuition, ainsi que le prouve ce passage d'Aristote qu'on trouve au chapitre XIII du livre III du *Traité de l'âme :* « ἄνευ μὲν γὰρ ἁφῆς οὐδεμίαν ἐνδέχεται ἄλλην αἴσθησιν ἔχειν : l'animal ne peut sans le toucher avoir aucun autre sens », et plus loin : « κἄιτοι καὶ τὰ ἄλλα αἰσθητήρια ἁφῇ αἰσθανεται, ἀλλὰ δι' ἑτέρον : pourtant les autres organes (sensoriels) sentent aussi par le toucher; mais c'est au travers d'une chose intermédiaire » ; tandis que le toucher est le seul qui paraisse sentir directement par lui-même : « αὕτη δὲ δοκεῖ μόνη δι' αὐτῆς ».

Avant Aristote, Démocrite et la plupart des physiologues pensaient que chaque sens n'était qu'une sorte de toucher, mais ils distinguaient un *toucher extérieur* et un *toucher intérieur*. A propos des rapports et des différences existant entre le toucher véritable et l'ouie Théophraste, dans le *De sensibus* (§ 55), fait la réflexion suivante : « Ὥσπερ οὖν ἐκτὸς ποιεῖ τῇ ἁφῇ τὴν αἴσθησιν, οὕτω καὶ ἐντός : pour ce qui regarde le toucher, il en fait donc la sensation tantôt extérieure et tantôt intérieure ».

Il est bien évident qu'il ne s'agit dans ces écrits que d'hypothèses philosophiques ingénieuses qui ont dû attendre plus de vingt siècles pour que la science contemporaine, grâce à la méthode et aux puissants moyens d'investigation qu'elle possède aujourd'hui, put reconnaître qu'elles renfermaient comme le ferment d'une vérité expérimentalement démontrable. Mais parmi les idées des anciens en physiologie combien d'autres ont subi un sort contraire !

QUATRIÈME PARTIE

—

PHOTOGÉNIE

—

Production de la lumière dans le siphon de la Pholade dactyle

—

I. — HISTORIQUE

La singulière propriété que possède la Pholade dactyle d'émettre des radiations lumineuses, dans certaines circonstances et par un mécanisme physiologique que nous allons maintenant étudier, était connue des anciens. Le fait est mis hors de doute par ce curieux passage de Pline : « *Concharum e genere sunt dactyli ab humanorum similitudine appellati. His natura in tenebris, remoto lumine, alio fulgore claro, et quanto magis humorum habeant, lucere in ore mandentium, lucere in manibus atque etiam in solo ac veste, decidentibus guttis, ut procul dubio pateat succi illam naturam esse quam miramur etiam in corpore* » (1).

Il n'est pas douteux qu'il s'agisse ici de la Pholade dactyle dont nous nous occupons exclusivement dans cette monographie, car on n'a signalé aucun autre mollusque ayant quelque ressemblance avec celui-ci, capable de produire le phénomène si exactement décrit par Pline de l'émission abondante d'un liquide lumineux.

En parlant des « *Merveilles des Dails* », Réaumur (2) dit que le mucus lumineux est sécrété par toute la surface de l'animal et qu'il peut briller après avoir été desséché, quand on l'humecte de nouveau.

(1) *Loc. cit.* p. 2.
(2) *Loc. cit.* p. 2.

Monti, Beccari, Galeati (1) ont également mentionné le pouvoir éclairant de la Pholade dactyle et remarqué qu'elle brille au suprême degré dans le lait.

Mais Panceri est, entre tous les auteurs, celui qui a apporté le plus grand nombre de faits nouveaus. Il a découvert le rôle *sécréteur* des triangles et des cordons de Poli méconnu par cet anatomiste qui les a décrits le premier et au sujet desquels il dit : « *Quinam vero sit eorum usus pronuntiare non audemus* ». Mais Panceri a eu tort de faire de ces organes, *à l'exclusion des autres parties du siphon*, le lieu de production de la lumière.

Cet observateur en faisant couler un filet d'eau sur une pholade ouverte de façon à balayer le mucus lumineus qui inonde, dans ces conditions, toutes les parties de l'animal, constata que la lumière devenait fixe en certains points : 1° suivant un arc correspondant au bord antérieur et supérieur du manteau et qui se prolonge jusqu'à la moitié environ des valves ; 2° sur les deus triangles de Poli ; 3° le long des cordons de Poli.

A propos de la constitution des cordons et des triangles, Panceri dit seulement, qu'il ne s'agit que de rehaussements formés par le tissu conjonctif du derme qui, à la surface est revêtu d'un épithélium cilié, morphologiquement semblable à celui des parties adjacentes, mais renfermant un contenu spécial. Nous n'insisterons pas dans ce chapitre, sur le côté anatomique de la question, qui a été dévoloppé dans la première partie de ce mémoire (*1re partie, chap. VI, p. 22 et suiv.*) ; nous constaterons seulement que dans ce qu'elle a de plus essentiel, la structure intime des triangles et des cordons a échappé à Panceri.

La matière lumineuse vient, d'après cet auteur, de l'épithélium *cylindrique* qui forme la masse blanche des cordons. Cet épithélium renferme un noyau granuleux et de petites granulations saillantes à la surface et faciles à égrener. Cette particularité des nucléus s'étent à tout le contenu de la cellule.

« La matière qui luit, dit Panceri, est composée de nucléus granuleux, de granulations très fines, de goutelettes graisseuses et

(1) *Loc. cit.* p. 2.

même de masses granuleuses, qui représentent le contenu de ces cellules dont elles conservent la forme.

La matière lumineuse contenue dans les cellules de l'épithélium serait soluble dans l'alcool et dans l'éther, d'après l'anatomiste italien, ce qui est inexact, comme je l'ai reconnu depuis, après avoir pensé moi-même qu'il en était ainsi.

Il remarque qu'un papier enduit de matière lumineuse brille aussi longtemps dans l'acide carbonique que dans l'air ou même dans l'oxygène pur, qui n'est pas plus actif que l'air, tandis qu'une Pholade plongée dans l'acide carbonique ne pert son pouvoir éclairant qu'au bout d'une heure. Mais, si après plusieurs heures d'extinction dans l'acide carbonique, on l'expose à l'air, la lumière reparaît, d'où Panceri conclut qu'il s'agit d'une combustion lente. Il n'a essayé ni l'action de l'hydrogène ni celle de l'azote, c'est-à-dire des gaz neutres.

Il ajoute que la lumière se maintient dans l'eau de mer jusqu'à + 73° et même jusqu'à + 76° et que l'action de l'électricité est peu sensible.

L'examen spectroscopique lui a montré que la lumière des Pholades est monochromatique, comme celle des Béroés, des Alcynoés, des Hippopodes, des Méduses, des Elédones, pourtant sa bande azurée a une place permanente qui s'étent de *E* en *F*, dépassant celle-ci de très peu.

De cette étude, d'ailleurs assez superficielle, Panceri a cru pouvoir tirer les conclusions suivantes :

« Ces organes se composent, en grande partie d'épithélium ciliaire contenant dans ses cellules la substance granuleuse spéciale qui rent l'eau luisante et qui se mélange à la mucosité fournie par la superficie de l'animal.

« Cette matière est soluble dans l'alcool et dans l'éther. Cet épithélium dans l'espèce susdite, se trouve dans un pli au-dessus du bord supérieur du manteau, dans les organes triangulaires et les cordons. »

Le point le plus saillant des recherches de Panceri est d'avoir localisé la production de la lumière, c'est-à-dire la fonction pho-

togénique, dans le siphon, aux triangles et aux cordons de Poli, ce qui est une erreur facile à démontrer ainsi qu'on le verra bientôt (1).

II. — DE LA FONCTION PHOTOGÉNIQUE DANS LE SIPHON DU PHOLAS DACTYLUS

Dans l'état normal, que la Pholade soit en mouvement ou en repos, étendue ou contractée, on ne voit jamais le siphon devenir *spontanément* lumineus. J'ai pu me convaincre de ce fait en examinant souvent, pendant la nuit, une Pholade que j'ai conservée vivante pendant plusieurs mois dans mon laboratoire et qui cependant se montra très lumineuse après sa mort. Il en est de même dans les conditions naturelles. J'ai eu l'occasion d'observer plusieurs fois par un temps sombre un banc de Pholades dont les demeures étaient creusées dans des argiles oxfordiennes émergeait complètement à marée basse, sans jamais observer d'émission de lumière; on pouvait faire rejeter le liquide des siphons en frappant le sol du pied, mais il ne se montrait lumineus que lorsque l'animal était directement et fortement excité. Dans ce cas, les parois du siphon s'illuminent de dedans en dehors et il s'écoule de tous côtés un mucus phosphorescent qui, mélangé à l'eau de mer, rent celle-ci très lumineuse dans l'obscurité.

Souvent, c'est sous la forme d'un jet d'eau lumineus que ce mucus est expulsé par une contraction brusque avec le liquide contenu dans le siphon. Lorsqu'on se trouve dans l'obscurité, le nuage de lumière diffuse qui entoure l'animal peut être assez éclatant pour que l'on ne puisse plus apercevoir celui-ci, et l'on assiste

(1) Remarque. — Malgré les inexactitudes et les lacunes qu'il renferme, le travail de Panceri n'en est pas moins fort intéressant et ceus qui ont étudié expérimentalement cette question de la production de la lumière par les animaus et les végétaus savent combien ces recherches sont délicates et peuvent prêter à des interprétations erronées. J'ai dû moi-même, depuis mes premières publications sur ce sujet, modifier certaines conclusions trop hâtives, ou qui résultaient d'expériences faites au bord de la mer dans des conditions matérielles insuffisantes. J'ai pu depuis compléter mes études sur ce sujet et c'est seulement des conclusions contenues dans ce mémoire qu'il y a lieu de tenir compte.

à ce spectacle singulier d'un être qui échappe aux regards en s'enveloppant de lumière!

J'ai pu souvent observer directement les cordons de Poli sur des Pholades dont le siphon était ouvert sans jamais les voir s'illuminer spontanément, mais vient-on à les toucher, la lumière paraît aussitôt au point de contact et ne tarde pas à s'étendre de proche en proche sur toute l'étendue du cordon ou du triangle.

L'apparition de la lumière, dans ce cas, est due évidemment à une excitation directe, qui se propage comme la contraction des segments contractiles, lorsque ceux-ci sont excités en un point de la surface du siphon. Il est certain que l'irritabilité des segments contractiles, dont j'ai signalé la présence dans l'épaisseur des cordons et des plaques, entre également ici en jeu, car, au point touché, on voit se produire une dépression et un froncement des sillons au moment de l'excitation. Ceux-ci à leur tour agissent mécaniquement sur la couche neuro-conjonctive sous-jacente, dont le développement est si considérable au niveau des organes de Poli.

L'excitation peut se propager plus loin encore, mais par un autre mécanisme. Si l'excitation du cordon ou de la plaque a été assez forte, le cordon et la plaque du côté qui n'a pas été excité peuvent également se mettre à briller.

Il s'agit manifestement ici d'un phénomène réflexe comme pour les réactions sensorielles ou motrices étudiées dans ce mémoire : le centre du réflexe photogène est situé dans les ganglions viscéraus d'où partent les nerfs palléaus qui fournissent les rameaus se rendant aus triangles et aus cordons.

On peut s'en assurer de la façon suivante :

En plaçant une Pholade sur la face dorsale, dans une cuvette garnie de morceaus de toile mouillée formant une sorte de gouttière, et en maintenant les valves écartées par de petits morceaus de liège, on peut facilement, en divisant les branchies à leur base, découvrir les ganglions viscéraus et les nerfs qui en partent. On recouvre l'animal ainsi préparé d'une cloche et on le laisse reposer pendant une heure ou deus. Au bout de ce temps, on s'assure que l'on peut provoquer l'éclairage bi-latéral en excitant seulement

l'un des cordons ou l'une des plaques d'un seul côté. Lorsque le résultat de cette excitation a disparu, on excite directement le ganglion et l'on voit se produire également un éclairage bi-latéral. Mais si l'on coupe l'un des nerfs palléaus, à sa sortie du ganglion, on ne provoquera plus, par l'excitation directe du cordon ou du ganglion, l'apparition de la lumière que du côté ou le nerf palléal est intact. Ces excitations sont suivies également de contractions des fibres longitudinales et circulaires, qui se produisent aussi d'un seul côté après la section.

On peut observer un phénomène plus intéressant encore. Après l'excitation, lorsque les nerfs sont intacts, l'éclairement des cordons et des triangles cesse peu à peu pour disparaître complètement, mais si l'un des nerfs est coupé, on voit persister constamment, jusqu'à la décomposition même du siphon, une lueur faible et tranquille du côté où le nerf a été coupé. Tant que le siphon conserve sa vitalité, on peut, en excitant le bout périphérique du nerf palléal, provoquer l'accroissement de la lumière dans la région où il se distribue, mais le cordon et la plaque ne s'éteignent jamais complètement dans l'intervalle des excitations.

Il y a lieu de faire remarquer à ce propos, que c'est précisément ce que l'on observe sur un siphon détaché de la Pholade ou sur un animal mort.

Le ganglion, quand le système nerveus est intact et l'animal au repos, joue donc le rôle d'un véritable centre inhibitoire, aussi, dès que les organes sont séparés de celui-ci, les phénomènes moléculaires s'accélèrent et la lumière apparaît. De même que le nerf palléal est à la fois centrifuge ou centripète, de même il peut être excitateur ou modérateur, selon le genre d'excitation qui lui arrive du ganglion.

Ces faits nous conduisent déjà à cette conception de la fonction photogène, à savoir qu'elle est intimement liée à un processus d'usure, de destruction cellulaire ou protoplasmique rapide, qui apparaît également sous l'influence d'une forte excitation soit directe soit indirecte, ou par la suppression de l'action inhibitoire ou modératrice provoquée aussi bien par la section d'un nerf que par la mort du système nerveus ganglionnaire.

Pour obtenir des résultats assez nets dans les expériences dont il vient d'être question, il est préférable de se servir d'animaus fatigués et chez lesquels la sécrétion de matière lumineuse est peu abondante, parce que celle-ci masquerait en partie les phénomènes dont on provoque l'apparition dans l'épaisseur des plaques et des cordons.

L'excitation directe des plaques, des cordons, ou des nerfs qui s'y rendent, ainsi que des régions où ces nerfs envoient des terminaisons, a pour effet de provoquer, non seulement l'apparition de la lumière dans les organes de Poli, mais encore une abondante sécrétion, d'un mucus lumineus, dont nous allons bientôt examiner les caractères.

Toutefois, contrairement à l'opinion émise par Panceri, on peut affirmer que la production de la lumière n'est pas limitée aux plaques, aux cordons et aux bords du manteau, dans les points indiqués par cet auteur. Je me suis assuré que celle-ci était seulement plus marquée dans ces régions, et en outre qu'elle se manifestait dans toute la profondeur de la paroi interne du siphon.

Pour le prouver, il suffit d'enlever avec soin les cordons et les plaques avec des ciseaux recourbés et de laver le siphon sous un courant d'eau : on voit alors persister une lueur faible uniformément répandue sur toute la paroi interne. On peut même en malaxant dans de l'eau un fragment de ce siphon privé de ses plaques et de ses cordons obtenir un liquide lumineux. Bien plus, si l'on pratique une coupe transversale d'un siphon un peu épais, on constate que le siège de la production de lumière correspont à la région occupée par la couche neuro-conjonctive; or, on sait qu'au niveau des organes de Poli, cette couche neuro-conjonctive prent un accroissement considérable; il n'est donc pas surprenant que l'intensité et la persistance de la lumière soient plus grandes en ces points.

La dilacération du cœur, c'est-à-dire l'anémie provoquée par hémorrhagie, n'a aucune influence immédiate sur les phénomènes dont il vient d'être question, et je me suis assuré que le sang puisé directement dans le cœur au moyen d'une pipette ne présentait aucune luminosité.

III. — EXAMEN MICROSCOPIQUE DU MUCUS LUMINEUS

L'examen microscopique du mucus lumineus sécrété par la face interne du siphon ventral montre qu'il renferme, outre les produits de sécrétion, de nombreus corps étrangers parmi lesquels on distingue particulièrement des infusoires, des algues, des bactériacées et des débris organiques et minéraus.

En inoculant le mucus à des tubes de gélatine peptone, j'ai vu se développer de belles colonies de bactéries lumineuses. Ce résultat m'avait conduit à admettre que les réactions obtenues dans mes premières expériences, et que j'avais attribuées à un ferment soluble, étaient dues en réalité à la présence d'un ferment figuré, qui ne devenait lumineus qu'au moment de la sécrétion du mucus.

J'étais d'autant plus porté à admettre comme exacte cette interprétation que j'étais parvenu, le premier, à démontrer que l'on pouvait, en modifiant très légèrement, soit la réaction, soit la salure du bouillon de culture, à rallumer ou à éteindre à volonté les colonies microbiennes, qui m'avaient été fournies par la bactérie vivant à l'état de symbiose dans le siphon de la Pholade, et à laquelle j'ai donné pour cette raison le nom de *Bacterium pholas*. (*fig. 5 pl. XIII*) (1). J'ai renoncé depuis à cette explication parce d'une part j'ai rencontré dans d'autres localités des Pholades dactyles qui ne renfermaient pas de microbes lumineus et que d'autre part j'ai reconnu que ce mollusque possède une luminosité qui lui est propre (2).

(1) R. Dubois : *Les Microbes lumineus*, Lyon, 1889.

(2) Remarque. — M. Beyérinck, de Delft, auquel on doit de remarquables recherches sur les bactériacées lumineuses et qui a examiné les photographies du Bacterium pholas, que je lui ai communiquées, pense que cette espèce se confont avec celle qu'il désigne sous le nom de *Photobacterium luminosum*. Toutefois, dans son mémoire (1), M. Beyérinck dit que le *Photobacterium luminosum* qu'il a extrait du sable de la mer du Nord, dans l'été de 1883, se présente dans les cultures ordinaires sous forme de vibrions très-déliés nageant rapidement, ou de spi-

(1) Beyérinck : *Sur l'aliment photogène et sur l'aliment plastique des bactéries lumineuses* (Arch. néerl. d. Sc. nat. XXIV, 1891).

Pour pratiquer l'examen du mucus lumineux débarrassé des corps étrangers qui peuvent en modifier la composition, il faut avoir soin de laver le siphon dans un courant d'eau de mer filtrée et de provoquer la sécrétion par l'un des moyens que j'ai indiqués. Il se présente sous l'aspect d'un liquide assez épais renfermant des cils vibratiles, des débris épithéliaus et particulièrement des granulations très fines échappées des cellules caliciformes des cordons et des plaques de Poli, libres ou réunies en amas ayant encore parfois la forme de la cavité épithéliale.

Mais, au milieu de ces corpuscules, on rencontre des éléments figurés qui offrent la plus grande analogie avec l'une des variétés de ceus que l'on trouve dans les parties profondes de la zone neuro-conjonctive. Ce sont des cellules à enveloppe distincte (*pl. XV, fig. 26* $a^1 a^2 a^3 a^4$) un peu plus volumineuses que les globules du sang qui, d'ailleurs, sont dépourvus de paroi et présentent des mouvements amœboïdes (*pl. XV. fig. 26*, b^1, b^2). Elles affectent des formes différentes qui correspondent à des états successifs de leur évolution (a^1, a^2, a^3, a^4, a^5).

Les plus jeunes montrent un gros noyau homogène avec un nucléole. Dans un état plus avancé, ce dernier ne tarde pas à disparaître au milieu des granulations arrondies qui envahissent le noyau (a^2). Bientôt ces granulations dépassent les limites du noyau (a^3) et envahissent tout le contenu de la cellule (a^4) : le noyau alors disparaît complètement et il ne reste de la cellule que sa membrane d'enveloppe et des granulations arrondies animées d'un mouvement (brownien ?) plus ou moins rapide, d'oscillation sur place, et de translation au sein d'un liquide incolore. Un peu plus tard, la membrane d'enveloppe se rompt et disparaît laissant en liberté les granulations qui, après être restées quelque temps réunies en groupes, se dispersent dans le mucus ambiant (a^5).

Ces granulations elles-mêmes ne sont pas inertes et en les

roïdes plus ou moins allongés qui se courbent et se replient pendant la natation. Le bacterium pholas (ou mieux *Photobacterium pholas*) est au contraire de grande taille (*3 a 4* μ.) en forme de semelle de soulier et immobile. Il est d'ailleurs remarquable par la facilité avec laquelle se modifient ses propriétés physiologiques, alors qu'il se montre peu susceptible de polymorphisme, contrairement à ce que j'ai observé chez les autres espèces de Photobactériacées.

observant avec attention on peut se convaincre qu'elles sont le siège d'une véritable série de métamorphoses. Très peu de temps après leur mise en liberté et leur dissémination dans le liquide, on voit leur volume et leur transparence augmenter. A ce moment on pourrait, comme l'a fait Panceri, les confondre avec des gouttelettes graisseuses non seulement à cause de leur aspect mais encore en raison de la façon dont elles se comportent avec l'éther.

Si on traite la préparation qui les contient par ce liquide, on peut croire qu'il les fait entrer en dissolution, car les pseudo-gouttelettes graisseuses, disparaissent, mais on retrouve à leur place les granulations primitives, qui d'abord imbibées et gonflées se sont rétractées en perdant leur transparence et le volume qu'elles avaient acquis par hydratation.

En laissant évaporer l'éther et en ajoutant un peu d'eau distillée, les granulations reprennent l'aspect de gouttelettes (*a 6 fig. 26*) ou plutôt de vésicules transparentes. Bientôt apparaît au sein de la vésicule un petit point arrondi (a^7) ; la zone transparente qui l'entoure paraît bleuâtre à la lumière transmise, tandis que le point en question présente une coloration jaune rougeâtre. La vésicule continue à se dilater ainsi que le point central, qui simule alors une petite vacuole. Dans cet état, les granulations ressemblent absolument à celles que j'ai rencontrées en grande abondance à Menton, dans la mer dont l'eau était devenue phosphorescente par suite de la désagrégation de nombreus cœlentérés, et en l'absence de noctiluques ou de microorganismes capables de produire ce phénomène. Ce sont ces corpuscules ausquels j'ai donné le nom de *vacuolides* (1).

La vacuolide elle-même subit bientôt une nouvelle métamorphose par la transformation de la substance de la vacuole en radio-cristaus, qui, peu à peu, envahissent toute la vacuolide (a^8, a^9, a^{10}) et ne tardent pas à lui donner l'apparence de sphéro-cristaus microscopiques de leucine ou de substance très-analogue.

Lorsque le mucus a cessé d'être lumineus, on ne trouve plus de pseudo-gouttelettes mais seulement des sphéro-cristaus.

(1) R. Dubois : *Les Vacuolides ;* mém. d. l. soc. d. biol. 8e série. T. IV.

IV. — ORIGINE DE LA SUBSTANCE PHOTOGÈNE

Panceri pensait que la substance photogène se forme exclusivement dans les cellules caliciformes des organes de Poli, mais s'il en était ainsi, il n'y aurait plus production de lumière dans l'épaisseur des parois du siphon quand les cordons et les plaques sont enlevés, or, c'est précisément le contraire que l'on observe, tandis que l'on trouve dans toute la couche neuro-conjonctive de la paroi interne les éléments granuleus dont je viens d'indiquer les transformations. De plus, on les voit s'allonger, en prenant le plus souvent un aspect piriforme, et se glisser entre les éléments de la couche myo-épithéliale jusqu'à ce qu'ils soient parvenus à la surface interne du siphon. Ce sont des éléments migrateurs et peut-être même des phagocytes (*fig. 1, 2, 3, pl. XIII*). Ils peuvent se former en plus grande abondance au niveau des cordons et des triangles que dans le reste de la paroi, car ils tirent manifestement leur origine de la couche neuro-conjonctive qui est particulièrement développée, comme je l'ai fait déjà plusieurs fois remarquer, au niveau des organes de Poli, mais ils ne viennent pas exclusivement de ces organes. (1)

Toutefois, ce qui doit faire admettre que les triangles et les cordons jouent un rôle important dans la fonction photogénique, c'est qu'ils disparaissent complètement dans les espèces du genre,

(1) Remarque. — J'avais autrefois considéré ces éléments comme des cryptes à mucus produisant une sécrétion pseudo-glandulaire (v. *Bul. d. l. Soc. d. biol.*, 9me *s.*. *T. V.* Sur la production de la lumière chez le Pholas dactylus). J'ai depuis reconnu et signalé leur véritable nature (v. *Les microbes lumineux* : Lyon, 1889, p. 15), et indiqué que ces pseudo-glandes devaient être considérées comme des éléments migrateurs. La présence du photo-bactérium pholas dans quelques-uns d'entre eux m'a conduit à penser qu'ils pouvaient jouer, à l'occasion, le rôle de phagocytes. Ce qu'il y a de certain, c'est qu'ils se fragmentent et se désagrégent parfois dans l'épaisseur même de la paroi du siphon. Leur désagrégation donne naissance à du mucus et à des granulations, qui sont rejetés au dehors et ce processus constitue un mode de sécrétion particulier. Je crois qu'il y a lieu de rapprocher ces éléments de ceux que M. le Professeur Ranvier a décrits sous le nom de *Clasmatocytes* lesquels donnent lieu également à un mode particulier de sécrétion par leur désagation que l'éminent histologiste propose de désigner sous le nom de *Clasmatose*. (V. C. R. T. 110, p. 166, 1890).

Pholas qui ne sont pas photogènes. Il est très probable qu'ils servent d'émonctoires à la substance lumineuse formée dans la couche neuro-conjonctive, bien que celle-ci puisse aussi s'échapper, mais plus difficilement, par toute la surface interne du canal aspirateur et par certains points de la face interne du manteau.

Peut-être n'ont-ils pas d'autre rôle, car j'ai cherché, sans obtenir aucun résultat, si ces organes renfermaient quelque zymase digestive, comme pouvait le faire supposer leur situation anatomique.

Quant au mécanisme de leur sécrétion, il est facile à saisir. L'examen histologique nous apprend que les cellules caliciformes se continuent avec des segments contractiles diversement orientés, les uns perpendiculaires à la surface de la paroi, les autres longitudinaus et d'autres circulaires. Lorsque ces segments entrent en contraction, les cellules glandulaires califormes sont pressées de tous côtés et laissent échapper leur contenu dans l'intérieur du siphon.

Ces éléments glandulaires (fig. 14, 15, 16, 17, 23, 24, Pl. XV.) bien que leur calice soit unicellulaire, semblent présenter certaines analogies avec les cupules vibrantes de la houppe sensitive du siponcle que l'on a considérés comme des organes des sens (v. C. Vogt et E. Yung : anat. comp. p. 396). On pourrait les désigner sous le nom d'éléments neuro-myo-glandulaires.

Quoi qu'il en soit, ce qu'on peut affirmer, c'est que la substance photogène se forme dans la paroi interne du siphon et aussi dans divers autres points de l'intérieur du manteau.

Cette constatation offre un véritable intérêt philosophique puisque l'histologie nous montre que la structure de cette paroi interne présente une très grande analogie avec celle de la paroi externe. Il suffit donc d'une très légère modification pour que l'une des faces du siphon absorbe les radiations lumineuses, et réagisse sous leur influence, en produisant une excitation mécanique, tandis que l'autre, dès qu'on l'existe mécaniquement, déverse dans le milieu ambiant sous forme de lumière une partie de l'énergie de la subtance vivante.

Ce fait est d' autant plus curieus qu'il n'est pas isolé, car G. O. Sars a montré également que chez certains crustacés lumi-

neus, les euphausiidés, la structure des organes photogènes présentait une grande analogie avec celles des yeus des animaus vertébrés.

V. — INDÉPENDANCE DE LA FONCTION PHOTOGÉNIQUE ET DU FONCTIONNEMENT CELLULAIRE

J'ai montré comment la production de la substance lumineuse était fondamentalement indépendante des organes de Poli considérés par Panceri comme des organes photogènes. Il n'est pas difficile de démontrer également que l'intégrité de l'organisation cellulaire n'est pas nécessaire pour que le phénomène photogénique s'accomplisse.

Réaumur avait vu que l'on pouvait revivifier la luminosité des Pholades desséchées en les humectant avec de l'eau. Mais on peut supposer, dans cette expérience, que la vitalité cellulaire n'est pas complètement éteinte et que l'eau peut la ranimer.

Ce qui semble prouver qu'il en est ainsi, c'est que, après avoir conservé des Pholades bien desséchées pendant plus de deus mois et les avoir chauffées dans l'air sec à 120° pendant 1/4 d'heure, j'ai vu la lumière reparaître, après refroidissement, au contact de l'eau. Au contraire, si le récipient contenait de la vapeur d'eau, les siphons de Pholade portés à 120° étaient éteints pour toujours. Il n'est pas nécessaire, d'élever autant la température pour obtenir l'extinction définitive des siphons frais et de la matière photogénique humide qu'ils contiennent, ainsi que je le ferai voir bientôt.

Lorsque les siphons de Pholade ont été desséchés soit à l'air libre, soit à l'étuve, en présence d'une substance absorbante telle que la craie préparée (carbonate de chaux en poudre impalpable obtenue par précipitation), soit dans le vide sulfurique, on peut pulvériser au mortier ces organes et la poudre tamisée qui en résulte donne encore un liquide lumineus, après avoir été mélangée à l'eau.

Bien plus, ces organes desséchés et coupés en menus fragments peuvent être épuisés par l'alcool absolu, par l'éther à 60° à froid, et, après avoir été débarrassés de ces liquides par évaporation, donner encore de la lumière par leur contact avec l'eau.

La substance photogénique n'est donc pas, comme l'avait pensé Panceri et comme je l'avais admis moi-même autrefois, soluble en totalité ou en partie dans ces véhicules (1).

Si, après avoir trituré des siphons secs ou même encore frais avec de l'alcool absolu, on décante la liqueur avant qu'elle ne soit complètement éclaircie par le repos et qu'on la jette sur un filtre le papier retiendra une certaine quantité de substance photogène. En effet, ces filtres après avoir été desséchés, pourront présenter, longtemps encore après l'expérience, une luminosité manifeste, quand on les humectera avec de l'eau ordinaire.

Mais, si au lieu d'alcool absolu, on se sert d'alcool dilué, le résultat n'est plus le même.

Les siphons de Pholade immergés dans l'alcool à 50° perdent définitivement la propriété de briller au contact de l'eau distillée après quelques heures d'immersion.

L'alcool absolu paraît agir simplement comme déshydratant, tandis que l'alcool dilué désagrège et détruit la substance protoplasmique.

Je suis aussi parvenu, sans desséchement préalable, à conserver dans un milieu liquide pendant plusieurs semaines le pouvoir photogène des siphons.

Pour cela, je place ceus-ci dans un flacon fermé, après les avoir saupoudrés d'une forte quantité de bi-carbonate de soude pulvérisé. Au bout d'un certain temps, il se sépare une saumure qui peut briller au contact de l'air : les siphons eus-mêmes reprennent à l'air leur luminosité au contact de l'eau douce à laquelle ils communiquent une belle phosphorescence.

Cette propriété persiste encore au bout de trois ou quatre semaines, alors même que le magma présente depuis plusieurs jours déjà des signes de putréfaction non équivoque.

Au lieu de bi-carbonate de soude on peut se servir d'acide

(1) Il est probable que dans les expériences dont j'ai publié les résultats en 1887, (C. R. T. CV, 2e sem. 1887) une petite quantité de substance photogène avait été entraînée mécaniquement et avait pu passer au travers des filtres en papier, dont je me servais au laboratoire de Roscoff.

acétique dilué, de vinaigre, par exemple. Le contact avec cet acide, faible antiseptique, éteint immédiatement la lumière du siphon, mais elle n'est pas supprimée définitivement, même au bout de 10 à 15 jours : on peut la faire reparaître en humectant le siphon avec de l'eau contenant assez d'ammoniaque en dissolution pour neutraliser l'acidité.

L'état de dilution de l'acide joue dans cette expérience un rôle capital, comme celui de l'alcool, dont j'ai parlé plus haut, mais il est d'ordre inverse.

Alors que l'alcool absolu suspent la luminosité sans détruire le pouvoir photogène, l'acide acétique concentré supprime celui-ci pour toujours, tandis que le vinaigre assure sa conservation.

L'action du sel marin se rapproche de celle du bi-carbonate de soude, qui lui-même ne semble pas agir autrement que l'alcool absolu, c'est-à-dire comme un déshydratant. Tous ces agents modifient physiquement le milieu ambiant, auquel ils communiquent, ajoutés en excès, des propriétés exosmotiques.

L'acide acétique et d'ailleurs d'autres acides dilués, acide chlorhydrique, sulfurique, par exemple, modifient chimiquement ce milieu qui doit être alcalin pour que la lumière se produise dans son sein.

On peut donc, en modifiant la constitution physique ou chimique du milieu ambiant, faire paraître ou disparaître la luminosité, alors que les éléments anatomiques ne montrent plus aucune vitalité propre.

Mais il ne faudrait pas croire que l'on puisse indéfiniment conserver le pouvoir photogène à l'état latent.

Dans toutes mes expériences, les siphons secs ou ceus qui avaient conservé pendant longtemps leur activité photogène, grâce aus procédés que j'ai indiqués, l'ont peu à peu perdue : cette activité s'épuise d'elle-même, quoi que l'on fasse, et semble s'user comme celle des éléments anatomiques, mais avec une lenteur plus grande.

Les faits que je viens d'exposer montrent déjà clairement *qu'il n'existe pas entre l'intégrité morphologique ou fonctionnelle de la cellule et l'activité de la substance photogène de relations nécessaires. L'activité cellulaire assure la formation de la substance pho-*

togène, mais celle-ci, une fois formée, pourra briller où s'éteindre en dehors de l'élément anatomique qui lui a donné naissance, selon les modifications que subit le milieu artificiel où elle se trouve. Ce sont ces modifications que nous allons maintenant étudier avec plus de soin en simplifiant autant que possible le déterminisme expérimental.

VI. — INFLUENCE DES CONDITIONS CHIMIQUES ET PHYSIQUES DU MILIEU AMBIANT SUR LA PHOTOGÉNIE

Les expériences dont j'ai parlé jusqu'à présent, ont porté sur des siphons entiers, c'est-à-dire sur une matière organisée très complexe, mais il est facile de simplifier considérablement les conditions expérimentales.

Pour cela on sèche à l'étuve, à une température de 35° à 38°, des siphons frais coupés en petits fragments et enrobés dans de la craie préparée en poudre impalpable. Ces fragments desséchés sont ensuite épuisés par l'éther à 65° et par l'alcool, puis desséchés de nouveau et séparés de la craie. Immergés dans l'eau distillée, ils donnent une eau lumineuse qui conserve pendant assez longtemps à la température ordinaire sa luminosité.

Cette liqueur traverse les filtres en porcelaine ou en terre de pipe les plus parfaits sans perdre sa luminosité. L'eau est donc un véhicule qui permet d'enlever aux débris du siphon leur principe photogène; mais, vu en masse, à la lumière du jour, ce liquide, lumineus dans l'obscurité, ne se montre jamais d'une transparence parfaite et renferme toujours ces fines granulations que j'ai appelées vacuolides et dont j'ai antérieurement expliqué l'origine. On n'y rencontre aucun élément ou fragment d'élément anatomique et, quand les filtres sont de bonne qualité, aucun microorganisme (1).

Nous allons examiner maintenant l'influence des agents chi-

(1) Je me suis assuré qu'un liquide rendu lumineus par des photobactéries perdait toute luminosité en traversant les filtres en porcelaine ou en terre de pipe dépourvus de fissures ou de lacunes.

miques et physiques sur la luminosité de ce liquide, qui ne renferme plus aucune particule figurée, sauf les vacuolides dont il a été question plus haut (1).

§ I

Action des agents chimiques sur la substance photogène.

Acides. — Lorsqu'on ajoute un corps acide à la liqueur lumineuse, il y a extinction immédiate de celle-ci. S'il s'agit d'un acide fort : acide acétique, chlorhydrique, sulfurique, mais très dilué, on pourra faire reparaître la lumière par l'addition d'une quantité de substance basique suffisante pour neutraliser l'acide et alcaliniser légèrement le milieu. Quand l'acide est versé dans la liqueur à l'état de concentration, l'extinction est définitive et les alcalis sont impuissants à faire de nouveau paraître la luminosité.

Certains acides faibles, comme l'acide borique, semblent agir d'une manière qui leur est propre et se rapproche de celle des sels neutres signalée plus loin : ils éteignent la luminosité, mais il suffit d'ajouter une quantité d'eau suffisante pour la voir renaître.

Bases. — Les bases faibles, comme l'ammoniaque, ou les alcalis caustiques fixes en solutions très étendues, exagèrent l'intensité du phénomène lumineus, mais en abrègent la durée. Lorsque la solution est concentrée, la luminosité est immédiatement supprimée et ne reparaît pas par l'addition d'une quantité d'acide strictement nécessaire pour saturer l'excès d'alcali.

Composés chimiques neutres. — Un grand nombre de composés chimiques neutres, c'est-à-dire ne donnant aucune réaction basique

(1) Je n'ai pu, dans aucune des expériences que j'ai faites dans mon laboratoire, c'est-à-dire dans des conditions convenables d'expérimentation, constater la présence de substances photogènes en dissolution dans l'alcool ou dans l'éther ayant servi à l'épuisement des siphons desséchés. Je n'ai pas été plus heureux en substituant à ces liquides, de la benzine, du chloroforme ou du sulfure de carbone; il est donc évident pour moi, actuellement, que la matière que j'ai isolée à la station maritime de Roscoff, au moyen de ces véhicules, contenait des particules photogènes entraînées mécaniquement et capables de briller au contact de l'eau et vraisemblablement de quelque principe alcalin.

ou acide avec le tournesol, tels que les chlorures de sodium, de magnésium, de potassium, les sulfates de soude, de magnésie, etc., dissous en quantité suffisante dans la liqueur, suspendent l'émission de la lumière, mais celle-ci recommence dès que l'on rajoute une certaine quantité d'eau.

Les proportions nécessaires pour éteindre un même volume d'une même eau lumineuse varient d'un composé chimique à un autre. On peut ainsi dresser une sorte de table des équivalents d'extinction; mais je me suis assuré expérimentalement que ces équivalents ne sont pas les mêmes pour des liqueurs rendues également lumineuses, les unes par la substance photogène de la Pholade et les autres par des photobactéries.

L'addition en excès de chlorure de sodium et d'autres sels neutres fait naître au sein de la liqueur un précipité floconneux, qui disparaît par l'addition d'eau simple.

Réactifs coagulants des substances albuminoïdes. — Tous les réactifs coagulants des substances albuminoïdes tels que le tannin, le bichlorure de mercure, etc., suppriment immédiatement la luminosité, mais l'action de ces agents se distingue de celle des sels neutres en ce que l'addition de l'eau ne suffit pas pour faire reparaître la lumière.

Antiseptiques. — Le phénol, le thymol et beaucoup d'autres substances antiseptiques ou anti-fermentescibles se comportent comme les réactifs coagulants des substances albuminoïdes.

Composés chimiques réducteurs. — Les corps réducteurs tels que les sulfhydrates, les sulfites, l'hydrogène naissant, suspendent la production de la lumière. On obtient de même l'extinction par l'action du vide ou en agitant avec du noir animal la liqueur photogène : la lumière reparaît par l'agitation au contact de l'air.

Réactifs oxydants. — L'ozone, l'eau oxygénée, l'oxygène pur, à la pression d'une ou de plusieurs atmosphères, n'augmentent pas le pouvoir photogène. Bien plus, les réactifs oxydants énergiques suppriment immédiatement et définitivement la lumière sans augmentation préalable de son éclat.

§ 2

Action des agents physiques.

Un *froid* de — 15° ne détruit pas définitivement le pouvoir photogène. La liqueur peut encore briller à — 5°, alors que, cependant, sa congélation est complète, mais elle s'éteint au-dessous de cette basse température pour reparaître avec toute son intensité au moment de la fusion.

La *chaleur* excite et accélère l'accomplissement du phénomène lumineus. Si l'on élève progressivement la température d'une liqueur faiblement lumineuse, son intensité éclairante va en augmentant jusqu'à 30°. De 30° à 55°, son pouvoir reste à peu près constant, mais à partir de ce dernier point, il commence à décroître pour disparaître définitivement à 60° (1).

L'étude de l'action de l'*électricité* sur la liqueur photogène nous a fourni des renseignements importants parce qu'ils viennent contrôler l'exactitude de ceus qui ont été obtenus avec les réactifs chimiques.

On remplit un tube en U jusqu'aus deus tiers de sa hauteur avec de la liqueur salée bien lumineuse, et l'on fait plonger dans chacune des colonnes liquides l'une des électrodes de platine d'une pile assez puissante pour produire l'électrolyse : on ferme le circuit et on constate l'apparition d'une série de phénomènes qui se succèdent dans l'ordre suivant :

1° La lumière pâlit au pôle négatif : on n'observe encore à ce moment aucun changement au pôle positif;

(1) Lorsque l'on élève même très légèrement la température d'une liqueur qui est sur le point de s'éteindre ou qui vient de cesser de briller par épuisement, la lueur s'accroît ou reparaît brusquement. Ce fait m'a fourni la véritable explication d'une expérience que j'avais indiquée autrefois comme susceptible de prouver l'existence de deus principes photogènes réagissant l'un sur l'autre; elle consistait à éteindre le contenu d'un tube lumineus par la chaleur et à l'ajouter au liquide d'un autre tube éteint depuis peu d'instants par épuisement : la lumière reparaissait aussitôt. J'ai depuis constaté que cette réaction tenait à la différence de température des deus liquides au moment du mélange.

2° Bientôt le pôle positif commence à pâlir à son tour : le pôle négatif, à ce moment, est complètement éteint;

3° Les deux pôles sont éteints : la partie inférieure au tube en U brille seule (1).

4° A ce moment, on constate qu'il s'est produit au niveau des deus électrodes des dépôts floconneus renfermant des granulations ayant les caractères des vacuolides à différents degrés d'évolution.

5° La liqueur étant éteinte aus deus pôles, si l'on renverse la position des électrodes, la lumière remonte dans toute l'étendue de l'ancien pôle positif, mais elle ne reparaît pas toujours au nouveau pôle négatif, surtout quand l'électrolyse a été très intense.

Lorsque les deus pôles sont éteints pour la première fois, on peut y faire renaître la lumière par un autre moyen. Pour cela, il suffit d'insuffler, au moyen d'un tube effilé, de l'air dans le liquide où plonge l'électrode négative et de laisser tomber un peu d'eau ammoniacale dans la branche en rapport avec l'électrode positive.

D'après ce qui a été dit de l'action des agents chimiques, on s'explique facilement les résultats que je viens d'exposer.

Pendant l'électrolyse, l'hydrogène naissant agit comme réducteur au pôle négatif et le liquide photogène cesse de briller, malgré son alcalinité, qui constitue cependant une condition favorable tant qu'elle n'est pas trop accentuée. Du côté du pôle positif, la lumière s'éteint malgré la présence de l'oxygène à l'état naissant et ozonisé, parce que la liqueur devient acide.

De l'ensemble de ces expériences relatives à la fonction photogénique chez la Pholade on peut tirer les conclusions générales suivantes :

1° Le phénomène photogène n'exige pour s'accomplir ni l'inté-

(1) Par l'action prolongée d'un courant d'intensité convenable, on peut réduire la partie lumineuse à une zone mince occupant la limite de séparation des colonnes rouge et bleue, qui se forment lorsque le liquide a été préalablement coloré avec la teinture de tournesol.

grité de l'organe, ni l'intégrité des éléments anatomiques qui constituent les éléments de l'organe ;

2° Le milieu où s'accomplit la production de la lumière doit présenter les trois conditions fondamentales suivantes : contenir de l'eau, être oxygéné, posséder une réaction légèrement alcaline ;

3° Toutes les causes qui suspendent ou suppriment la vitalité des ferments solubles ou figurés, ou, d'une manière plus générale, l'activité du protoplasme, suspendent ou détruisent le pouvoir photogène de la substance extraite du siphon de la Pholade dactyle.

VII. — LA PHOTOGÉNIE EST UN PHÉNOMÈNE PHYSIOLOGIQUE

On a pu être surpris de ce que, pendant plusieurs années consécutives, je me sois attaché à l'étude de la production de la lumière par les animaus et les végétaus, tout à fait spécialement, malgré les difficultés matérielles et techniques qu'elle présente.

Peut-être a-t-on supposé que je cherchais à ravir aus êtres vivants le secret d'un procédé de fabrication de la lumière, dont j'ai démontré ailleurs (1) la grande supériorité sur tous nos moyens artificiels d'éclairage.

En réalité, je me suis proposé, avant tout, d'atteindre un but philosophique plus élevé, et l'objet principal de mes recherches dans cette branche de la physiologie générale a été de chercher à réduire à un simple phénomène physique ou chimique une fonction commune aus animaus et aus végétaus. En cela, j'ai obéi aus

(1) V. *Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. — Les Élatérides lumineus. — Propriétés physiques de la lumière des pyrophores*, deuxième partie, chap. I. (*Bulletin de la Soc. zool. de France*) Paris, 1886 (*a*).

(*a*) Nota. — L'exactitude des résultats consignés dans ce mémoire a été mise en lumière par un travail récent de MM. Langley et Very. Toutefois ces auteurs ont omis de rappeler que j'ai signalé l'existence de quelques radiations caforifiques dans le spectre des pyrophores, v. *philosophical Mazarin*, 1890.

tendances de l'Ecole physiologique contemporaine, qui, jusqu'à présent, ne paraissent pas avoir été couronnées de succès. En effet, si l'on jette un regard d'ensemble sur la physiologie, on reconnaît aisément qu'aucun phénomène biologique, si simple fût-il, ne saurait être représenté par une formule physique ou chimique. Qui donc oserait affirmer que la fixation de l'oxygène par le globule rouge du sang est une combustion ou même seulement une oxydation de l'hémoglobine? Ne sait-on pas que ce composé se comporte différemment selon qu'il fait partie d'une hématie normale ou bien qu'il en a été extrait? Voudrait-on prétendre que l'organisme fabrique du glycose avec le glycogène comme nous l'obtenons avec l'amidon? Chacun sait, il est vrai, que la chimie a pu faire artificiellement de nombreus composés dont le monopole de production avait pendant longtemps été réservé aus animaus où aus végétaus : mais ce n'est pas une raison pour que le chimiste qui fabrique de l'alcool par synthèse sache faire le même travail que le globule de levure de bière.

L'examen attentif des résultats obtenus ne m'autorise pas à déclarer que j'ai été plus heureus que mes devanciers et que mes prévisions étaient fondées.

Si l'on ne tient compte que des conditions de milieu nécessaires pour que le phénomène lumineus se produise, on est tenté d'admettre comme exacte l'hypothèse d'une réaction purement chimique proposée par Radziszewski (1), qui comparait, sans avoir d'ailleurs fait aucune expérience sur les animaus et les végétaus lumineus, la fonction photogénique à ces oxydations lentes accompagnées d'émission de lumière que l'on peut obtenir avec une foule de composés organiques en milieu alcalin.

Mais si, d'une part, on considère que la substance photogène de la Pholade obéit, comme je l'ai montré, à toutes les influences qui agissent sur la matière vivante protoplasmique, que celle-ci se présente sous forme de zymase, de ferment figuré ou d'élément anatomique; et si, d'autre part, on constate toujours, là où se pro-

(1) Radziszewski : *Ueber die Phosphorescenz der organischen und organisirten Kœrper. Ann. der Chem.*, CCIII, p. 305, 1880.

duit la lumière animale, l'existence de particules organisées susceptibles de subir les métamorphoses que j'ai indiquées, on sera plutôt porté à admettre qu'il s'agit d'un phénomène d'ordre biologique.

On est donc conduit à penser que la matière vivante est réductible en particules infiniment petites, susceptibles de conserver pendant un certain temps leur vitalité, soit à l'état latent, soit à l'état actif et ne différant des ferments figurés que par leur impuissance à se reproduire.

Actuellement, il ne nous paraît pas plus possible d'exprimer par une formule chimique la production de la lumière par les êtres vivants que celle de la chaleur, ou de l'électricité par les animaux ou les végétaux. Cette constatation, qui n'a d'ailleurs en elle-même rien de décourageant, nous autorise à croire qu'*il existe une mécanique spéciale aux êtres vivants, qu'il ne faut pas confondre avec la mécanique chimique ou physique des corps bruts, chez lesquels il n'y a ni reproduction, ni nutrition, ni hérédité, ni évolution dans le sens propre du mot.*

On comprendra peut-être mieux maintenant pourquoi nous nous refusons à reconnaître aussi bien l'existence d'une CHIMIE PHYSIOLOGIQUE *que la réalité d'une* PHYSIQUE BIOLOGIQUE.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude anatomique et histologique du siphon de la Pholade dactyle montre combien il est indispensable, en physiologie comparée surtout, de ne jamais séparer la connaissance approfondie de la structure morphologique de l'analyse physiologique des fonctions, malgré l'indifférence que celles-ci peuvent affecter souvent vis-à-vis des organes, en vertu des lois de l'adaptation.

Elle montre, en outre, que les éléments anatomiques ne sont pas morphologiquement aussi indépendants les uns des autres qu'on le suppose très généralement.

L'analyse physiologique, basée sur l'observation, sur l'expérimentation et sur le raisonnement, nous apprent que le siphon de la Pholade, malgré la simplicité de son organisation, peut répondre aus besoins les plus divers. Nous l'avons vu concourir à l'accomplissement des nombreuses fonctions d'alimentation, de respiration, de reproduction, de défense, de locomotion, de sécrétion et d'excrétion ; il est le siège principal de la fonction photogénique et sert à l'exercice du tact, de l'olfaction, de la gustation et de la vision.

Grâce à l'application de la méthode graphique à l'étude des sensations, leur mécanisme intime se réduit à des réactions physiologiques d'une extrême simplicité, malgré la diversité des excitations qui les provoquent, si nombreuses et si différentes pourtant par leur nature et par leur intensité. Ce mécanisme, considéré chez la Pholade, ne paraît pas d'ailleurs sous beaucoup de rapports, fondamentalement différent de ce qu'il est chez l'homme.

Dans les organes des sens, d'après les faits qui nous ont été révélés par l'observation et l'expérimentation, ce n'est pas la neu-

rilité ou excitabilité nerveuse qui est primitivement mise en jeu, mais bien l'irritabilité et la contractilité des segments contractiles faisant partie d'un système (système avertisseur) comparable aus éléments neuro-myo-épithéliaus, dont on a constaté depuis longtemps l'existence chez les animaus inférieurs.

Sous l'influence d'une excitation extérieure, les segments contractiles périphériques entrent en mouvement, comme cela a lieu d'ailleurs pour les végétaus sensibles (mimosa, pudica, etc.) chez lesquels la sensibilité et la motricité sont confondues ; c'est ce que j'appelle l'*impression*.

Ces mouvements périphériques déterminent dans les terminaisons nerveuses un ébranlement spécial et différent suivant la vitesse et l'intensité de l'impression : C'est la *sensation* qui a son siège dans l'organe des sens.

Les nerfs ou les plexus qui font suite à ces terminaisons neurales transportent aus centres nerveus les impressions du système avertisseur qui sont devenues des sensations. Dans ces centres, la sensation éveille la *perception*.

La perception est différente selon le centre qui répont à l'impression périphérique : elle peut être manifestée par un réflexe simple et inconscient (perception inconsciente) ou donner lieu à un réflexe plus compliqué se traduisant, par exemple, par un mouvement volontaire (perception consciente).

Chez la Pholade, les sensations dépendent toutes de mouvements périphériques très-analogues, sous le rapport de leur nature, et il n'y a, en réalité, qu'un seul sens, le tact ; quant à la différentiation des perceptions elle s'opère dans les centres nerveus ausquels sont distribués suivant leurs rythmes particuliers, les ébranlements sensoriels partis du système avertisseur.

L'immense variété des sensations ne dépent que de deux variables, qui sont l'*amplitude* et la *vitesse* de la contraction des segments contractiles périphériques.

Cette vérité étant établie expérimentalement, on admettra facilement que les perceptions ne diffèrent entre elles que par le *rythme* et par la *grandeur* des impressions qui leur donnent naissance ainsi que par la spécialité du centre récepteur.

Quant à l'analyse du mécanisme de la fonction photogène, elle nous conduit à reconnaître que les phénomènes physiologiques obéissent aus lois spéciales de la mécanique biologique et qu'ils ne sont pas réductibles, même dans les cas les plus simples, à des phénomènes chimiques ou physiques proprement dits.

De plus, elle nous montre que ces phénomènes, alors même qu'ils se traduiraient par des manifestations physiques ou chimiques, ont cependant toujours leur siège dans la substance protoplasmique. Celle-ci peut affecter la forme de particules extrêmement petites, qui ne diffèrent d'ailleurs, dans leurs manifestations, des micro-organismes, que par leur impuissance à se reproduire. On peut donc dire que la lumière animale et végétale est un phénomène physiologique, comme la chaleur et l'électricité produites par les êtres vivants.

Au point de vue du mécanisme organique, ce qui frappe le plus, c'est la grande analogie de structure et de fonctionnement des parties qui servent à la fonction dermatoptique et de celles qui assurent l'exercice de la fonction photogénique, Mais, tandis que le phénomène dermatoptique est provoqué par des vibrations lumineuses venues du dehors, le phénomène photogénique a pour résultat final l'émission de radiations lumineuses dans le milieu ambiant.

Par les rapprochements que la physiologie générale et la physiologie comparée établiront entre beaucoup de faits actuellement accumulés sans méthode, on peut espérer que les lois naturelles se simplifieront dans notre esprit en se généralisant de plus en plus.

Ces jeunes sciences, en faisant œuvre de synthèse dans l'ordre des phénomènes de la dynamique biologique, réagiront utilement contre l'influence stérilisante de l'abus de l'empirisme et de la spécialisation en physiologie.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Pholade dactyle (dessin de Poli représentant un animal de taille moyenne en grandeur naturelle). — *O*, ouverture du siphon garni de tentacules; *S*, siphon étendu parsemé de papilles; *V V*, grandes valves; *M*, manteau; *P*, pied.

PLANCHE II

Fig. I. — *Photographie microscopique d'une coupe transversale de la moitié dorsale du siphon au niveau de sa partie moyenne (grossissement 10 diamètres), reproduite par la photogravure :* *E*, canal dorsal ou expirateur; *A*, paroi postérieure du canal ventral ou aspirateur; *L*, cordon de Poli; *a*, couche myo épithéliale; *b*, couche neuro-conjonctive; *c*, couche superficielle des muscles longitudinaus; *d*, zone des fibres contractiles circulaires; *e*, couche de faisceaus musculaires longitudinaus épars dans les travées conjonctives radiées résultant de l'épanouissement des cloisons aponévrotiques des muscles centraus; *f*, zone externe des grands muscles longitudinaus centraus; *f'* zone interne des grands muscles longitudinaus centraus; *e'* couche profonde de petits faisceaus musculaires épars dans des travées conjonctives correspondant à *e*; *d'*, couche interne de fibres musculaires correspondant à *d*; *c'*, muscles longitudinaus profonds correspondant à *c*; *b'*, couche neuro-conjonctive interne; *a'*, couche myo-épithéliale interne.

Fig. II. — Portion de la fig. III (grossissement environ 40 diamètres).

Fig. III. — *Secteur de la coupe de la figure I (grossissement 20 diamètres).* Les mêmes lettres indicatrices correspondent aux mêmes couches que dans la figure I.

PLANCHE III

Fig. I. — *Papilles du siphon (coupe longitudinale microphotographique, grossissement 700 diamètres environ); P, P, P,* sommet des papilles; *e, e,* segments épithéliaus; *f, f,* fibres contractiles de la zone myo-épithéliale; *n, n,* couche neuro-conjonctive.

Fig. II. — *Papilles terminales des tentacules garnissant l'ouverture du canal ventral du siphon.* — *P', P',* sommet des papilles tentaculaires; *e', e',* segments épithéliaus; *f', f', f',* fibres contractiles de la zone myo-épithéliale; *n', n', n',* couche neuro-conjonctive.

Ces deus coupes montrent nettement la continuité des segments épithéliaus et des segments contractiles.

PLANCHE IV

Fig. I. — *Papille du siphon (coupe longitudinale), P,* sommet de la papille; *e, e,* segments épithéliaus; *tr. c, tr. c,* tractus du squelette conjonctif du siphon; *n, n,* couche neuro-conjonctive avec de nombreuses cellules nerveuses; *m, m,* faisceaus musculaires de la couche *c,* et fibres musculaires de la couche *d* de la figure 1 et 3, Pl. II.

Fig. II. — *Coupe transversale d'une papille.* — *m,* section transversale des faisceaus contractiles superficiels longitudinaus.

PLANCHE V

Fig. I. — *Coupe oblique de deus papilles.* — *P, P,* sommet des papilles; *e,* segments épithéliaus se continuant avec les segments contractiles fusiformes *f f.*

PLANCHE VI.

Fig. I. — *Coupe longitudinale d'une papille.* — *e*, segments épithéliaus se continuant avec des fibres contractiles *f*, *f*; *n*, *n*, cellules nerveuses.

Fig. II. — *Coupe d'une rétine de caméléon.* — *er*, *er*, *er*, épithélium pigmentaire de la rétine; *fr*, *fr*, *fr*, franges rétiniennes; *c*, *c*, *c*, cônes rétiniens en continuité avec les cellules pigmentaires; *n*, *n*, *n*, *n*, couches profondes à cellules nerveuses.

PLANCHE VII

Fig. I. — *Coupe longitudinale d'une papille montrant la continuité des segments épithéliaus* (*e*, *e*, *e*,) *pigmentaires avec les segments contractiles fusiformes de la rétine dermatoptique* (*f*, *f*, *f*).

Fig. II. — *Coupe de la rétine de la lamproie.* — *ch.* choroïde; *er*, *er*, *er*, *er*, épithélium pigmentaire de la rétine; *c*, *c*, *c*, *c*, terminaison des cônes en continuité avec les éléments pigmentaires rétiniens; *n*, *n*, *n*, *n*, couches renfermant des cellules nerveuses correspondant à la zone neuro-conjonctive de la rétine dermatoptique.

PLANCHE VIII

Fig. I. — *Coupe de l'extrémité d'une papille vue à un très fort grossissement* (*environ 1200 diamètres*).

Fig. II. — *La même coupe que Pl. VII, fig. 2, à un plus fort grossissement.*

PLANCHE IX

Pholade entière ouverte par sa face ventrale et montrant l'intérieur du canal aspirateur. — *O*, ouverture du siphon; *c*, *c*, *c*, *c*, cordons de

Poli; *Br, Br, Br,* branchies; *tr, tr,* triangles de Poli; *S, S,* parois du siphon; *m, m,* manteau; *p,* pied.

PLANCHE X

Coupe transversale de la cloison du siphon vers sa partie moyenne — *Co, Co,* cordons de Poli; *e,* épithélium caliciforme; *f, f,* fibres contractiles en continuité avec la terminaison des segments épithéliaus caliciformes; *n, n, n, n,* masses ganglionnaires nerveuses correspondant à la couche neuro-conjonctive des autres parties du siphon; *fc, fc, fc,* fibres circulaires contractiles se continuant avec celles de la couche *d'*, Pl. II, fig. 1 et fig. 3; *M, M,* masses musculaires longitudinales.

PLANCHE XI

Coupe transversale d'un cordon de Poli. — *Co,* Cordon; *ec, ec* épithélium caliciforme; *fc, fc,* fibres ou segments contractiles en continuité avec l'épithélium; *n, n, n,* masse ganglionnaire nerveuse en continuité avec les segments contractiles; *fm, fm, fm,* fibres musculaires circulaires sous-jacentes correspondant à la couche *d* des fig. 1 et 3 de la Pl. II; *M, M,* masses musculaires longitudinales profondes, correspondant à la *f'* des fig. 1 et 3 de la Pl. II; *a' a'*, couche myo-épithéliale interne se modifiant pour former les couches *ec* et *fc*.

PLANCHE XII

Fig. I. — *Coupe longitudinale d'un cordon à un plus fort grossissement que dans la Planche XII.* — *ec, ec, ec,* segments épithéliaus caliciformes; *fc, fc,* fibres contractiles en continuité d'une part avec la terminaison des segments épithéliaus et d'autre part avec les tractus nerveus *tr. n, tr. n,* de la masse ganglionnaire nerveuse *n, n.*

Fig. II. — *Coupe transversale d'un cordon.* Les mêmes lettres indicatrices indiquent les mêmes parties que dans la fig. de la Pl. XI.

PLANCHE XIII

Fig. 1, 2, 3. — Clasmatocytes en voie de migration concourant à la formation du mucus lumineus; *1*, éléments migrateurs occupant la partie profonde de la paroi interne; *2*, éléments s'allongeant pour traverser cette paroi; *3*, éléments parvenus à la surface interne du siphon.

Fig. 4. — Grosse vacuolide des organes lumineus du *lampyris noctiluca* vue à un très fort grossissement.

Fig. 5. — *Photobactérium pholas.*

PLANCHE XIV

Système nerveux du Pholas dactylus (schéma). *A*, *B*, branches profondes du nerf palléal; *C*, branche de la paroi interne du siphon ventral; *P*, triangle de Poli; *N B*, nerfs branchiaus; *Pp*, nerfs palléaus postérieurs; *G V*, ganglions viscéraus; *C* du g^3 *C*, cordon du grand collier; *N I*, nerfs intestinaus; *N P*, nerf pédieus; *G P*, ganglion pédieus; *C* du pt *C*, cordon du petit collier; *L*, branches des palpes labiales; *Pa*, nerfs palléaus antérieurs; *O*, bouche; *G C*, ganglions cérébroïdes; *Ca*, commissure antérieure.

PLANCHE XV

Figures 1, 2, 3, 4, 5, 7, segments épithéliaus; 8, élément neuro-myo-épithélial de la paroi externe; 10, 11, 12, 13, papilles de la paroi externe du siphon; 14, 15, 16, 17, éléments neuro-myo-glandulaires des cordons et des triangles de Poli; 18, 19, 20, 21, 22, formes diverses des éléments neuro-myo-épithéliaus; 23, 24, disposition des éléments neuro-myo-glandulaires dans les cordons et dans les plaques; cellule migratrice ou clasmatocyte à mucus en voie de migration; fig. 26, a^1 a^2 a^3 a^4 a^5 cellules à mucus et à granulations photogènes; a^6, a^7, a^8, vacuolides; a^9, a^{10}, sphéro-cristaus; b^1, b^2, globules du sang.

TABLE DES MATIÈRES

Préface . . . . . I-III
Introduction . . . . . V-X

PREMIÈRE PARTIE

Morphologie

I — Historique. 1
II — Taxonomie et organographie 2
III — Anatomie du siphon 6
IV — Structure histologique de la surface du siphon. . . . 10
V — Structure histologique des couches profondes du siphon 15
VI — Constitution, distribution, rapports des diverses couches des parois du siphon. 16
VII — Des triangles et des cordons de Poli. 22
VIII — Nerfs et vaisseaux du siphon 24

DEUXIÈME PARTIE

Physiologie zoologique

I — Des mouvements du siphon, irritabilité et contractilité de cet organe 28
II — Du rôle du siphon dans le mécanisme respiratoire . . 31
III — Elimination, excrétion 32
IV — Rôle du siphon dans la reproduction. 34
V — Travail du siphon, perforation des roches. 34

TROISIÈME PARTIE

Physiologie comparée

Du siphon considéré comme organe de sensibilité générale et spéciale

I — Action des excitants mécaniques et électriques, sensations tactiles 39

II — De l'audition 50

III — De l'odorat 50

IV — De la gustation 53
des saveurs amères 60
» alcalines 60
» salées 62
» acides 64
Distribution de la sensibilité gustative 68

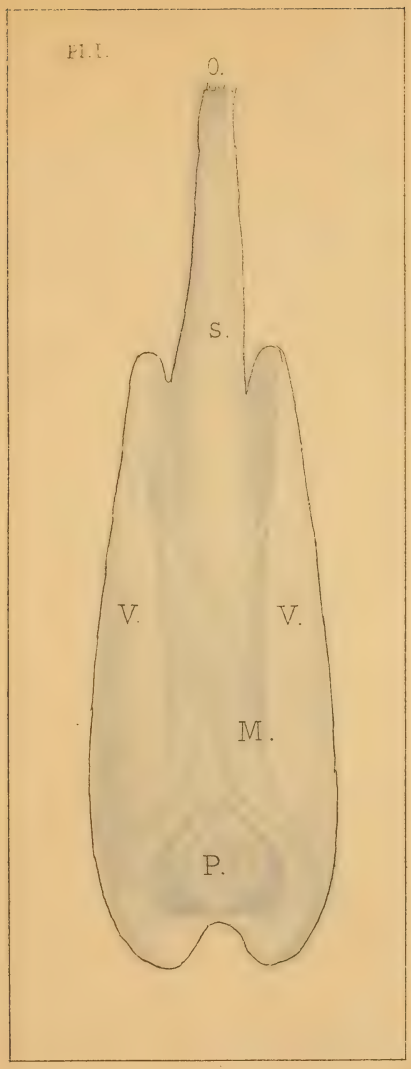
V — De la fonction dermatoptique 69
Analyse physiologique expérimentale 77
Influence de la fatigue sur la fonction dermatoptique 85
Influence de la température sur la fonction dermatoptique 94
Influence de la charge sur les contractions du siphon 98
Influence de l'intensité de l'éclairage 100
Minimum d'intensité lumineuse perceptible 108
Influence de la durée de l'éclairage 108
De la chromatopsie ou vision dermatoptique des couleurs 110
Phénomènes électriques produits dans le siphon de la Pholade par l'action de la lumière 121
Du mécanisme de la vision dermatoptique dans ses rapports avec le fonctionnement de la rétine . . . 123
Du mécanisme des sensations en général 126

QUATRIÈME PARTIE

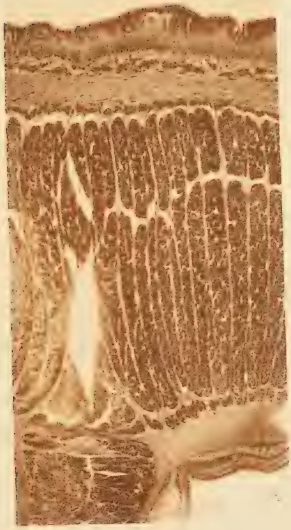
Photogénie

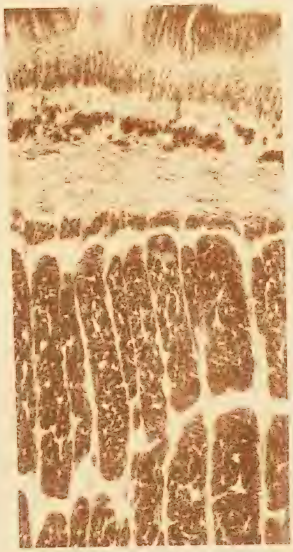
Production de la lumière dans le siphon de la Pholade dactyle

I — Historique 132
II — De la fonction photogénique dans le siphon du pholas dactylus 134
II — Examen microscopique du mucus lumineus 138
IV — Origine de la substance photogène 141
V — Indépendance de la fonction photogénique et du fonctionnement cellulaire 142
VI — Influence des conditions chimiques et physiques du milieu ambiant sur la photogénie 145
VII — La photogénie est un phénomène physiologique . . . 151
Conclusions générales 155


Pl. I.
O.
S.
V.
V.
M.
P.

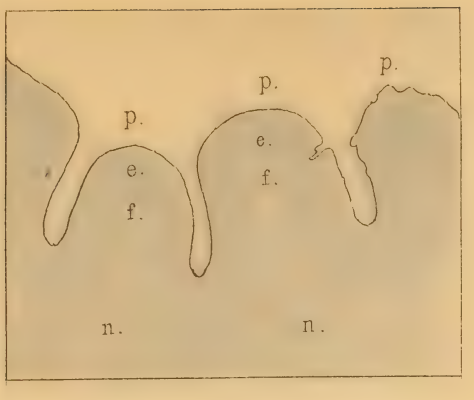
Photogravure



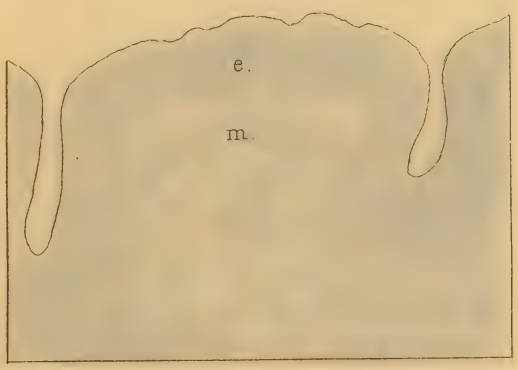


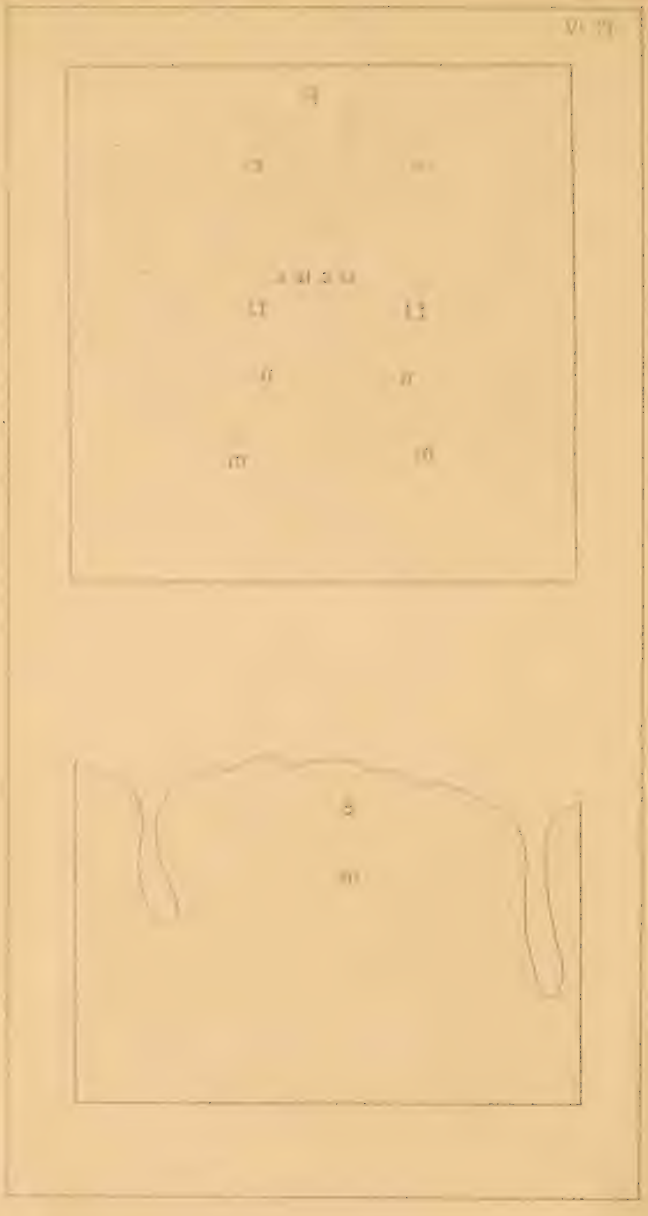
imp. Ch. Wittmann

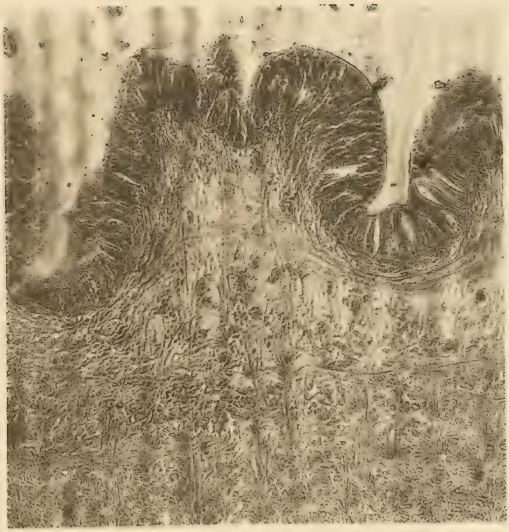
Pl. III.

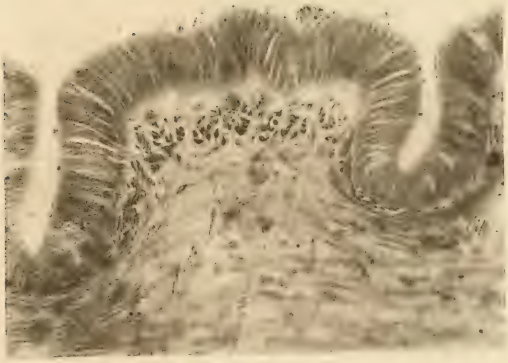


Pl. IV

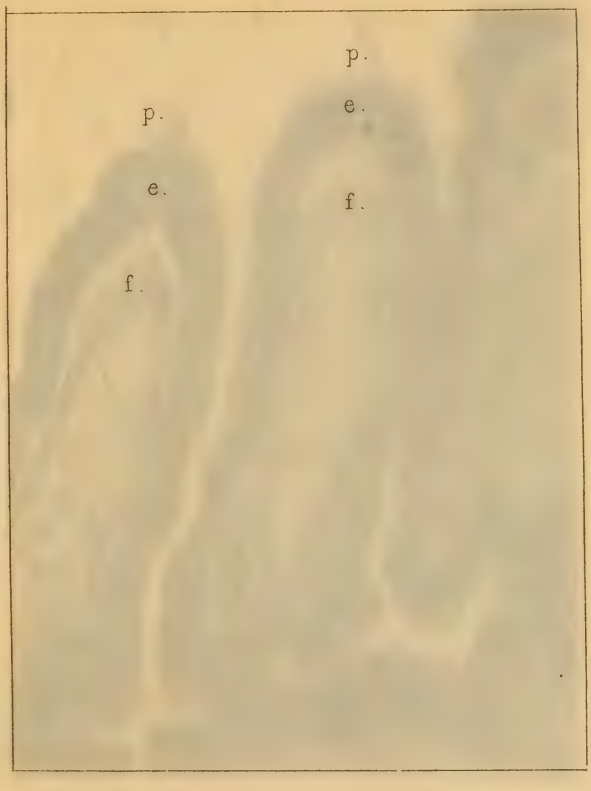






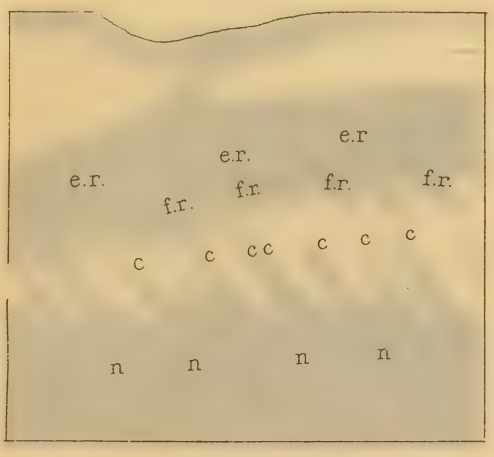


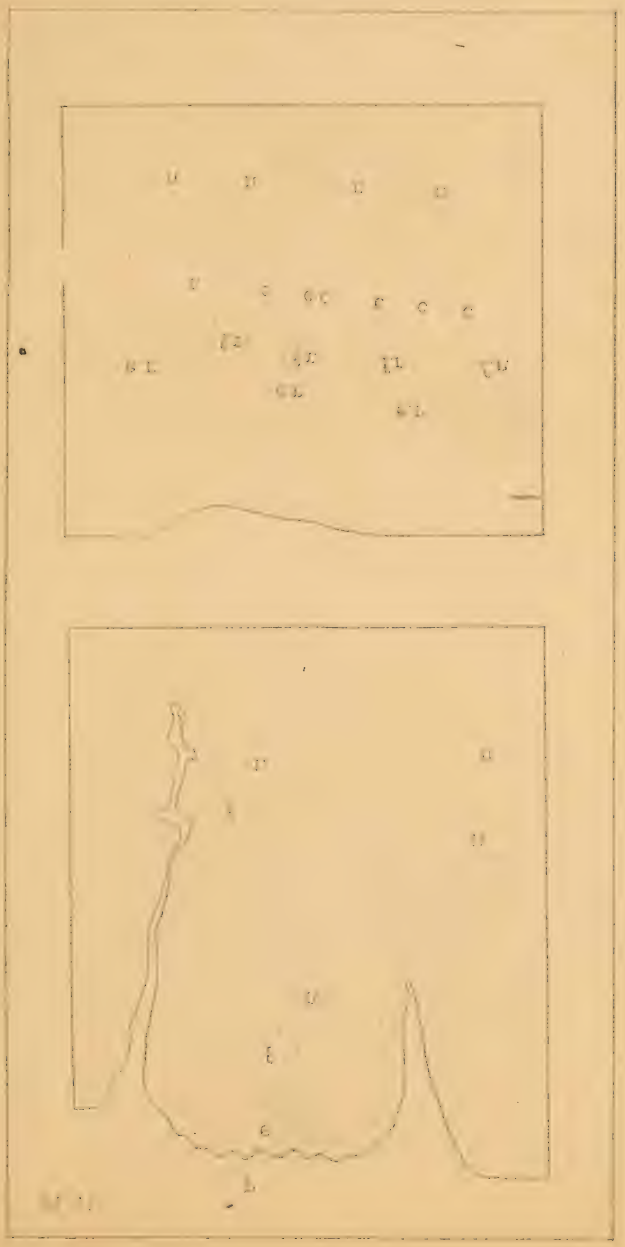
Pl. V.



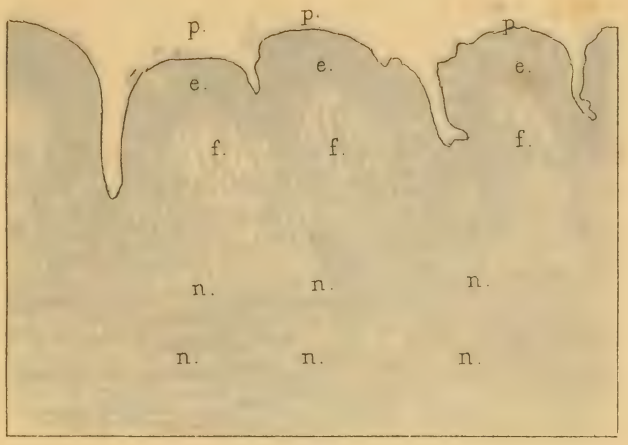
Pl. V.

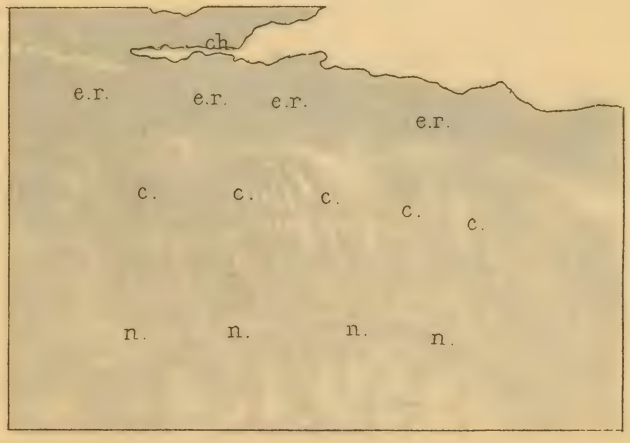
Pl. VI



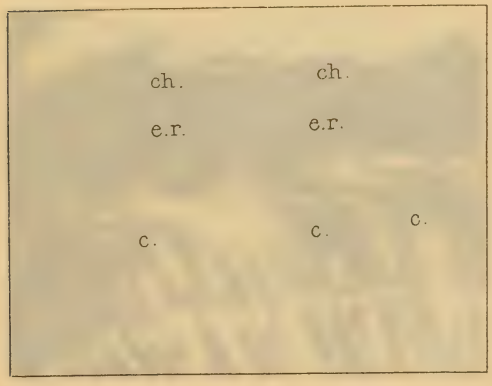


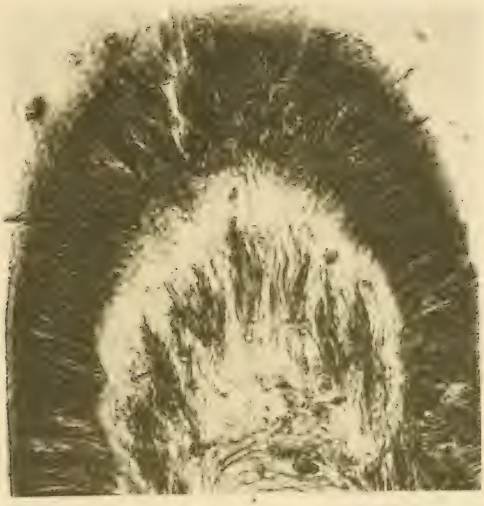
Pl. VII

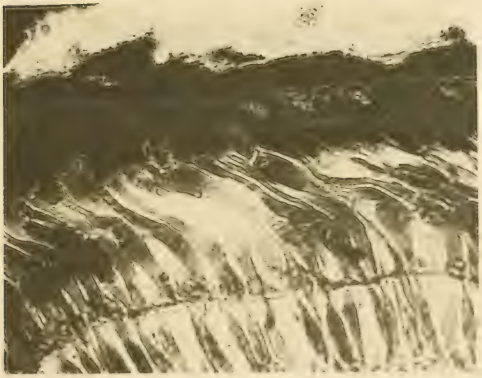




Pl. VIII







P. A.

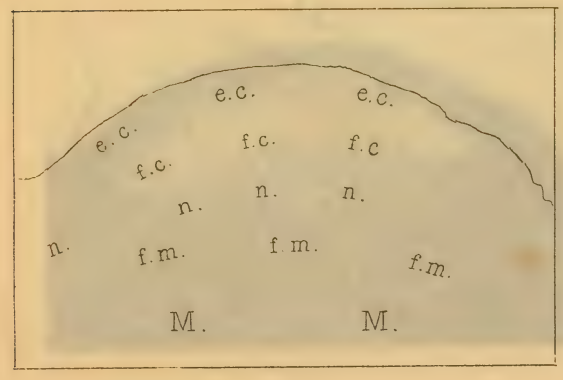
Pl. X.
f.c.
M.
e.
n.
Co
f.
n.
e.
f.c.
f.c.
Cl.
M.
e.
n.
f.c.
Co.
f.
n.
M.
f.c.
f.c.

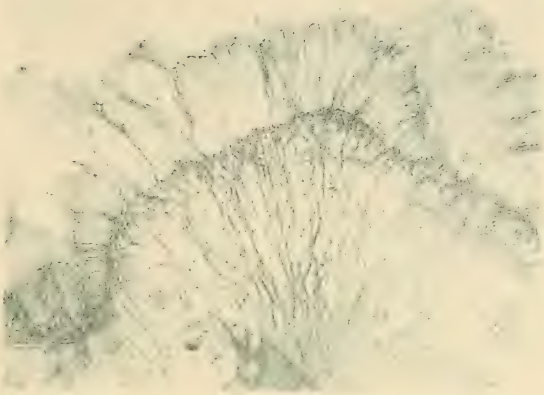
Pl. XI

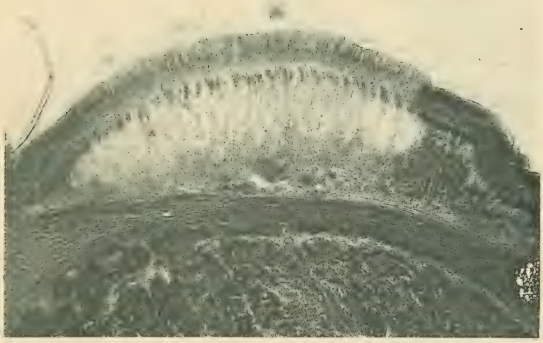
M
M

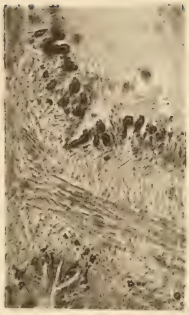
Pl. XII.

e.c.
e.c.
e.c.
f.c.
f.c.
f.c.
f.c.
tr.n.
tr.n.
tr.n.
n.
n.
n.


e.c.
e.c.
e.c.
f.c.
f.c
f.c.
n.
n.
n.
n.
f.m.
f.m.
f.m.
M.
M.







Pholas dactylus Système nerveux (*Schema*)

Millot, lith. Imp. Edouard Bry, Paris.

G. Masson, Editeur.

Pholas dactylus. Système nerveux (*Schéma*)

Millot, lith.

Imp. Edouard Bry, Paris.

G. Masson, Editeur.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00591 6747